

Expédition Rumphius II (1975)
Crustacés parasites, commensaux, etc.
(Th. Monod et R. Serène, éd.)
IV. Crustacés Isopodes, Gnathiïdes
Particularités systématiques et morphologiques
Appareil piqueur de la larve hématophage

par Philippe CALS *

Résumé. — Description de deux formes nouvelles d'Isopodes hématophages récoltés par Théodore MONOD dans les Moluques du Sud : *Praniza 61* et *Gnathia amboinensis* n. sp.

Relevé des caractères morphogénétiques qui présentent des variations entre deux divisions du péron, constituant une hétérogénéité tagmatique.

Comparaison du squelette céphalothoracique sternal, du plan d'organisation appendiculaire et des structures stomodéales entre des Isopodes libres (*Ligia. Mesidotea*) et des formes hématophages (*Praniza 61*). A partir d'une mise au point des travaux de MONOD sur *Paragnathia formica*, discussion des convergences présentes chez les Epicarides (*Bopyrus*) et les Gnathiïdes.

Abstract. — Systematical datas are given dealing with larval and male adult forms of Gnathiïds collected in South Mollucans Islands by Théodore MONOD during the second Rumphius Expedition.

Within the larvae *Praniza 61*, one has a very great length (0,9 mm) favorable for detailed morphological purposes. The taxonomical features of the male of *Gnathia amboinensis* n. sp. are compared with other species of the subgenus *Elaphognathia*; in this group european and asiatic species are similar but their affinities with *Gnathia amboinensis* are not sufficient for precise biogeographical conclusion.

Metamerical discontinuities of the pereon are discussed in both forms for systematical and morphogenetical point of view. Discontinuities deal with physogastry, width of somites, partition of sclerites.

Mouth-parts dissected in the giant larva permit the study of the sternal cephalic skeleton in connection with the appendicular insertions. Comparisons are made between free-living Isopod (*Mesidotea, Ligia*) and Gnathiïd hematophagous larvae concerning capsular, appendicular and stomodeal structures. The Monod's data known for *Paragnathia* are reviewed in a discussion where convergence between Epicaridea (*Bopyrus*) and Gnathiïdea (*Paragnathia*) are noted.

Les Gnathiïdes indonésiens n'ont fait l'objet de recherches récentes ni dans le domaine de la systématique ni en ce qui concerne l'organisation des pièces buccales de leurs larves hématophages. Dans un important travail paru en 1926 et dans un premier article consacré

* Laboratoire de Zoologie, Université de Paris-VI, 9, quai Saint-Bernard, 75005 Paris.

aux Crustacés parasites indonésiens (1975), Théodore MONOD a insisté sur les nécessités, toujours actuelles, qui imposent la poursuite simultanée de deux buts : d'une part, une description complète des caractères systématiques des formes étudiées, d'autre part, une considération des structures adaptées au mode de vie, adaptations particulièrement nettes et instructives dans le cas des parasites.

Je suis particulièrement reconnaissant à M. le Pr. Théodore MONOD qui m'a permis de poursuivre ce type de recherche en me confiant l'étude des Gnathiïdes qu'il a lui-même récoltés au cours de l'expédition Rumphius II.

Il s'agit d'un mâle d'une espèce nouvelle et de larves encore inconnues dont un individu présente une taille très grande pour ce groupe, proche du centimètre (0,9 mm). Le mâle est particulièrement intéressant par la localisation très précise d'une physogastric sternale.

Après le premier chapitre consacré aux descriptions systématiques, un deuxième chapitre exposera les discontinuités métamériques liées à l'hétérogénéité péreale des Gnathiïdes.

À l'exception des *Paragnathia formica* des côtes européennes, les Gnathiïdes sont peu abondants ; ils sont en général très petits. En fonction des facilités de récolte, et malgré leur exigüité, les larves de *Paragnathia* sont les mieux connues en ce qui concerne le complexe piqueur-suceur ; les données que nous possédons à leur égard (Th. MONOD, 1926) seront résumées ici afin d'établir une comparaison avec les pièces buccales de la larve géante *Praniza 61*. Dans cette mise au point, j'insisterai plus particulièrement sur la métamérie du squelette sternal céphalique et sur les adaptations stomodéales.

Les relations entre les appendices et le squelette sternal céphalique sont particulièrement importantes pour établir des homologies entre les pièces buccales des formes libres et celles des formes hématophages.

Les adaptations stomodéales à la succion consistent essentiellement dans la constitution d'une pompe aspirante par la possibilité qu'ont les parois stomodéales de réaliser un accolement intime. La présence de pompes alimentaires dans divers groupes parasites représente manifestement un exemple de convergence évolutive. Il convient d'insister sur ce point, quelques auteurs ayant la tentation de caractériser certains groupes par l'adaptation fonctionnelle que représentent les pompes aspirantes.

Pour établir le plan fondamental de ces structures chez les Isopodes libres, j'ai choisi une forme connue et bien étudiée : *Ligia*, et une forme arctique exceptionnelle : *Mesidotea*.

On voit l'intérêt qui est présenté par la conduite parallèle de l'étude de formes indigènes communes et de celle de formes lointaines, non seulement pour obtenir des données générales mais aussi pour tenter d'éclaircir des questions difficiles et fondamentales.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Les pranizes ont été prélevées sur les branchies d'un poisson ; la récolte a eu lieu à l'île Masgura, le 17 janvier 1975.

Dix individus ont été gardés intacts. Quatre ont été colorés ; parmi ceux-ci, deux ont été préparés entre lame et lamelle, les deux autres sont conservés dans un mélange d'alcool à 90° et d'acide lactique (1v/1v).

La pranize de grande taille, colorée après destruction des tissus, a été montée dans une lame creuse ; ce montage au baume est permanent ; les appendices prélevés sont réunis dans une même préparation permanente.

Les colorations de pranizes ont été réalisées en plusieurs étapes, de façon à détruire totalement les tissus et à colorer les structures cuticulaires externes et internes. Ainsi peuvent être observés simultanément l'organisation appendiculaire, les selérites superficiels et le squelette interne.

Pour préserver le pigment oculaire, le mâle n'a subi qu'une coloration très faible mettant surtout en évidence les phanères et provoquant, non pas une destruction tissulaire totale, mais un gonflement tissulaire ; des ouvertures sont ménagées dans la paroi du corps pour éviter que ce gonflement n'entraîne des déformations pariétales.

Le colorant cuticulaire utilisé est le noir chlorazol B. Les destructions tissulaires ont été réalisées soit à l'hydroxyde de potassium (température entre 40 et 60°C), soit à l'acide lactique (température entre 90 et 110°C).

Suivant la concentration du colorant (jamais à saturation) et le degré de destruction des tissus, on obtient des résultats différents ; les structures cuticulaires superficielles et internes ne peuvent être observées de façon simultanée que difficilement après destruction totale des tissus.

a — *Mise en évidence sélective des structures cuticulaires superficielles*

Fixation : les animaux sont fixés et conservés à l'aleool, au formol ou au bouin.

1^{er} bain : un bain d'au moins une heure, dans du lactophénol à 60°C, est nécessaire pour le ramollissement de l'animal ; cette opération en facilitant la coloration ultérieure permet de mieux la contrôler.

2^e bain : si l'animal n'est pas fixé au bouin, on peut le colorer par une solution d'acide pierique dont l'action sera limitée aux muscles.

Coloration (3^e bain) : du noir chlorazol à 0,05 % donne des résultats en 24 à 48 heures à la température ordinaire. Une solution à 0,5 % peut donner des résultats comparables en une ou deux heures à 40°C, mais une surveillance constante est alors nécessaire.

4^e bain : en dix minutes le lactophénol pur élimine les excès de colorant.

Déshydratation : un seul bain de 30 minutes dans un volume suffisant d'aleool à 70° (10 ml par animal) suffit. Puis suit un bain de 2 heures dans de l'aleool butylique (volume semblable au précédent) ; si aucun appendice n'est cassé, il est bon de percer, à l'aide d'une aiguille, les membranes articulaires.

Montage : le montage se fait au baume de Canada. Si le tégument est intact, l'aleool butylique est évacué sans être remplacé par du baume et des dépressions locales se manifestent. Il est encore temps de percer alors très vite une membrane articulaire afin que le baume pénètre sans formation de bulle d'air.

Résultats : les expansions fines, les phanères, les soies et leurs implantations, les limites articulaires sont seules colorées ; si on a utilisé l'acide pierique elles se détachent en bleu sur un fond jaune. Pour cela, il faut éviter une surecoloration de l'ensemble de la cuticule et surtout des muscles ; il faut également craindre une imprégnation inégale par plages. Une expérience dans le contrôle de la coloration doit donc être préalablement acquise.

b — *Mise en évidence des structures cuticulaires internes et superficielles*

Fixation : aleool à 70°, formol ou bouin. Conserver dans l'aleool si l'on veut garder les formes particulières des plaques calcifiées tergaes et sternales.

1^{er} bain : bain de lactophénol à 40°C d'au moins six heures. Ce bain peut, avec l'expérience, être remplacé par une solution colorante. Il est particulièrement important car il facilite la première dissection et réduit le temps nécessaire à la destruction des tissus.

1^{re} dissection : on sectionne l'animal en deux soit dans le plan sagittal, soit dans le plan frontal.

2^e bain : KOH de 15 à 25 %, à température comprise entre 40 et 60°C. L'idéal est de trouver les conditions permettant une destruction tissulaire en 30 minutes.

3^e bain : une coloration homogène et suffisamment intense de la masse de la cuticule nécessite du temps, il ne faut pas diminuer la durée du bain au-dessous de 24 heures. On commencera par l'utilisation d'une solution de noir chlorazol à 0,5 % à la température du laboratoire.

4^e bain : une sa lière d'eau oxygénée à 10 volumes, additionnée d'une goutte d'amoniaque, permet la différenciation. C'est le meilleur moyen de mettre en évidence les travées du pylopode. Ce bain doit être supprimé si la conservation des détails les plus fins de la chétotaxie est recherchée.

5^e bain : si l'on veut une différenciation sans effectuer l'opération précédente, on peut laisser séjourner la pièce 5 minutes dans l'hydroxyde de potassium à 10 %.

6^e bain : lactophénol pur.

2^e dissection : les dissections définitives peuvent être réalisées soit dans le lactophénol, soit dans l'aleool butylique.

7^e bain : aleool butylique : 15 minutes suffisent pour les cuticules qui ne retiennent jamais beaucoup d'eau.

Montage : le montage se fait dans du baume de Canada.

Résultats : les aires indurées, les apodèmes arthrodiaux, les phragmes, les intimas stomodéale et proctodéale peuvent être mises en évidence simultanément. C'est ce qui a été réalisé sur quatre petites pranizes ainsi que sur le grand exemplaire devant être disséqué.

SYSTÉMATIQUE

Praniza 61

Non récoltées en association étroite avec des mâles, les pranizes ne peuvent être attribuées à un genre ou à une espèce ; actuellement, on ne peut pas dire si l'incapacité où nous sommes de différencier ces larves est due à leur grande similitude ou aux insuffisances des descriptions.

L'identification de la pranize indonésienne nécessite des comparaisons avec les formes d'Océanie et du Sud asiatique (*Praniza viridonitens*, *Praniza aureola*) et une confrontation cas par cas avec le catalogue établi par Th. MONOD (1926 : 591), à l'aide de la seule clef dont nous disposons (Th. MONOD, 1926 : 338). D'après celle-ci, on peut distinguer trois groupes de pranizes :

Groupe 1 : pranizes dont la longueur des antennes est supérieure au double de la longueur de la tête. *Gnathia phallonajopsis* à telson court, *G. venusta* et *G. vorax* à telson long.

Groupe 2 : pranizes dont l'antenne dépasse de peu la tête, à telson allongé. *G. elongata*, *G. hystricina*, *G. abyssorum* et soixante pranizes numérotées de 1 à 60.

Groupe 3 : pranizes à antennes également courtes, mais à telson triangulaire plus ou moins équilatéral. *G. inopinata*, *G. fallax*, *G. maxillaris*, *G. oxyurea*, *G. dentata*, *G. illipida*.

Elaphognathia monodi (Băeescu, 1960) appartient au groupe 2. *Praniza milloti* (Monod, 1954-1960) a un statut très particulier en raison de l'allongement du gnathopode et de la présence de 3 articles au flagellum antennaire, le nombre de ces articles variant habituellement de 5 à 8 (MONOD, 1926 : 145).

La pranize indonésienne, proche des 60 espèces numérotées du groupe 2, sera nommée : *Praniza 61*.

DESCRIPTION

Céphalosome : La capsule postérieure à la lèvre supérieure est allongée dans le sens transversal avec des yeux allongés dans le sens antéro-postérieur. Chez *Praniza aureola*, la tête est plus allongée transversalement ; les yeux sont plus réduits chez *Praniza hystricina* où les ommatidies n'atteignent pas les marges latérales. Contrairement à *Praniza 59*, chez *Praniza 61* le tégument est dépourvu de tubercules, il est lisse.

Antennules : Le flagellum a quatre articles : le dernier article, parfois court, est ici long ; les trois derniers portent un asque sensoriel.

Antennes : Elles sont à peine plus longues que la tête ; le flagellum présente le nombre habituel d'articles (7).

Mandibules, maxilles, maxillules, paragnathes : Ces pièces seront décrites dans la troisième partie, relative aux pièces buccales.

Gnathopodes : On ne trouve que cinq articles au lieu de six habituellement connus. On peut penser soit à une soudure du basis et de l'ischion, soit à celle de l'ischion et du merus. La première solution (fig. 2) a été retenue pour que la flexion de cet appendice (fig. 12) se trouve identique dans tous les groupes. La transformation du pylopode larvaire en pylopode du mâle étant particulièrement complexe, on ne peut pas conclure actuellement que cette particularité correspond à un genre spécial. Chez la grande pranize, le dactylopodite et l'ongle forment un crochet plus trapu et moins acéré que chez les petits individus (fig. 2) ; les autres structures, notamment le telson et les uropodes (fig. 5), étant identiques, il s'agirait d'un changement plutôt ontogénique que taxonomique.

Péréopodes : Les cinq paires sont rarement dessinées (fig. 3) ; on peut cependant remar-

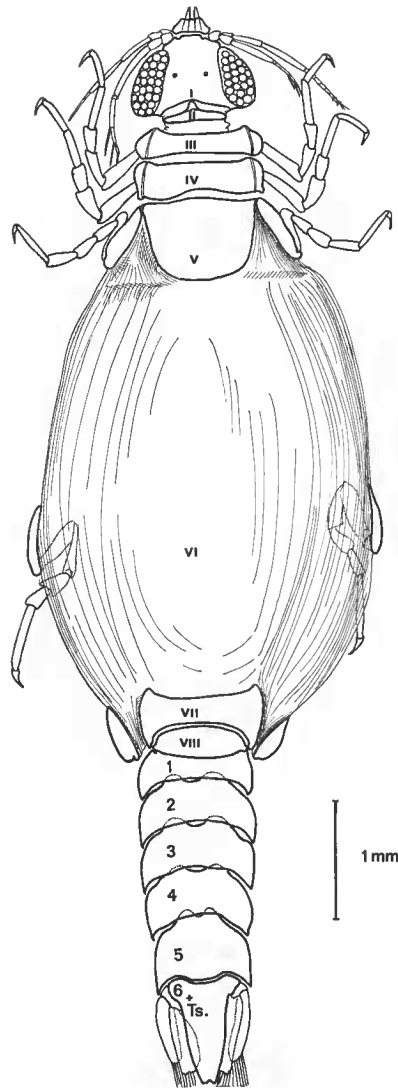


FIG. 1. — *Praniza 61*, vue dorsale. I à VIII, tergites d'origine thoracique. 1 à 5 tergites pléonaux libres. 6 + Ts : pléotelson.

quer des caractères distinctifs. Les soies spiniformes du carpe et du propos ne sont pas barbulées comme chez *Praniza aureola* et *P. viridonitens*. Les écailles ne sont pectinées qu'au niveau des carpes et des propos ; le mérus est parfois marqué par quelques épines faibles. Cette situation est très différente de celle observée chez *P. milloti* (Th. Monod, 1954) où des épines plus nombreuses pour les trois dernières paires de pattes ornent le mérus, le carpe et le propos.

Pléopodes : Les endopodites porteurs de sept soies sont plus longs que les exopodites

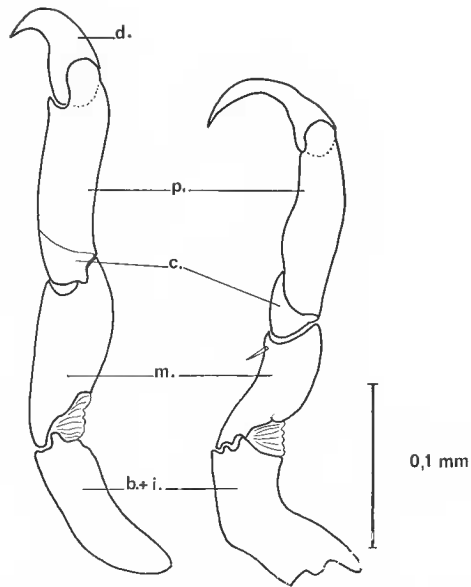


FIG. 2. — *Praniza 61*, face ventrale des gnathopodes gauches. b. + i., basis et ischion soudés ; m., mérus ; c., carpe ; p., propos ; d., dactyle et ongle soudés plus longs et aigus chez les petites pranizes (dessin de droite) que chez la grande (à gauche).

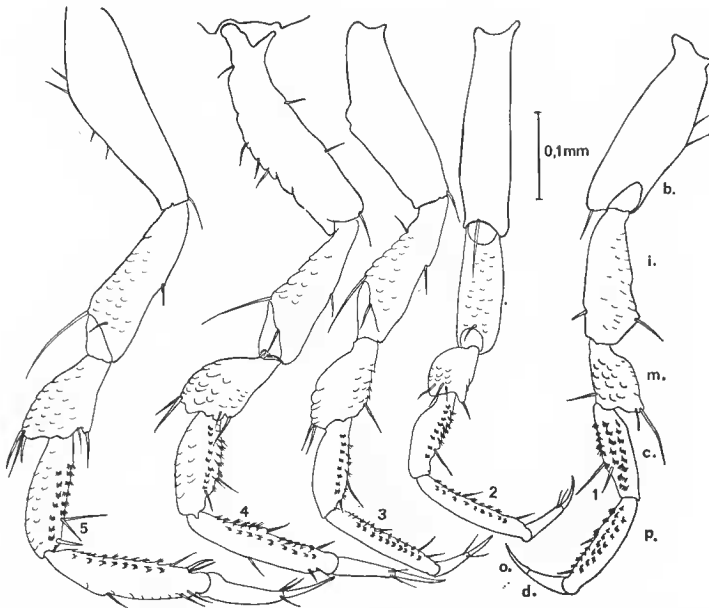


FIG. 3. — *Praniza 61*, vue latérale externe des appendices droits. Péréopodes de la première (à droite) à la cinquième paire. b., basis ; i., ischion ; m., mérus ; c., carpe ; p., propos ; d., dactyle ; o., ongle.

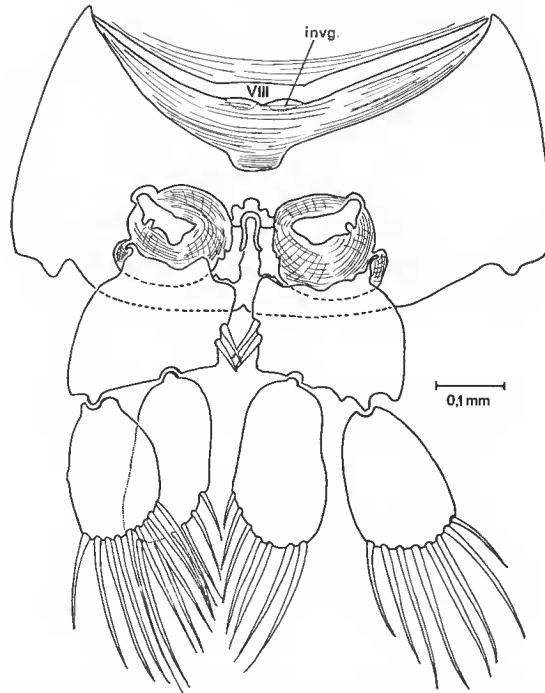


FIG. 4. — *Praniza 61*, vue ventrale de la première paire de pléopodes en place. VIII, arceau sternal du dernier métamère thoracique ; invg., légères invaginations paires.

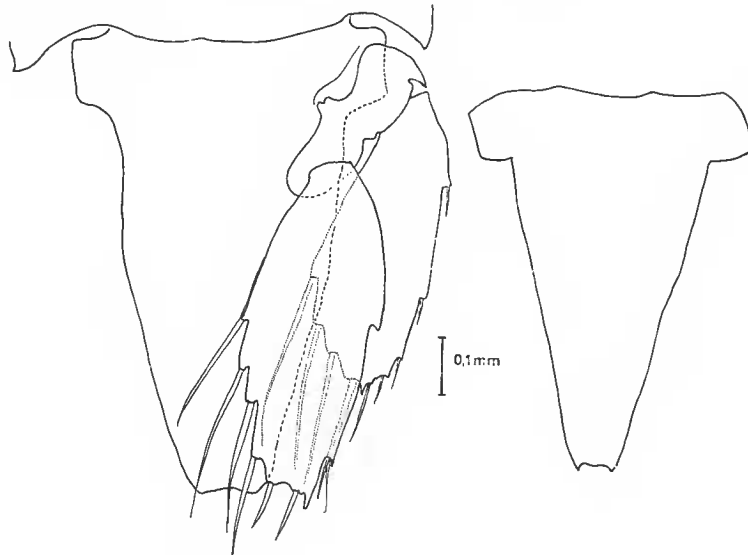


FIG. 5. — *Praniza 61*, vue ventrale du pléotelson des deux types de pranizes : grande (à gauche) et petite (à droite).

pourvus de huit soies (fig. 4). Le protopodite porte deux rétinaeles, mais aucun appendix masculina.

Uropodes : Endopodite : bord interne avec 4 grandes et 2 petites soies, bord externe avec une soie. Exopodite : 4 grandes soies sur le bord interne, 5 petites soies sur le bord externe.

Pléotelson : le pléotelson est beaucoup plus long que large (fig. 5).

Gnathia (Elaphognathia ?) amboinensis n. sp.

DIAGNOSE

Forte encoche médio-frontale précédant une dépression dorsale, occupée en son centre par un processus frontal ne dépassant pas la marge céphalique antérieure. Marges fronto-latérales rectilignes marquées par deux légers processus fronto-externes. Yeux pigmentés très légèrement démarqués. Céphalosome et trois premiers tergites péréaux avec des tubercules. Sternites des segments péréaux V, VI, VII formant une hernie non indurée. Tergums péréaux V et VI formés chacun de deux tergites. Deux lobules latéraux postérieurs sur le tergum péréal 2. Mandibule de type *Elaphognathia* avec un lobe denté à l'endroit où normalement un angle sépare manubrium et foreeps. Pénis représenté par deux tubercules accolés. Pas d'appendix masculina, pléopodes sétigères.

DESCRIPTION

Céphalosome : Céphalosome quadrangulaire très légèrement allongé dans le sens transversal. Dépression antérieure médio-dorsale correspondant à une encoche médio-frontale ; les bords latéraux de cette encoche sont à peine marqués, sa partie centrale est occupée par un processus frontal médian, en forme de triangle, dont l'apex ne dépasse pas les points antérieurs de l'encoche. Les marges latérales rectilignes portent un processus fronto-externe et un processus supra-oculaire mousses et peu développés. Surface dorsale occupée par des tubercules nets et assez clairsemés. Deux yeux de taille moyenne nettement pigmentés.

La partie postérieure ne montre aucune trace de la limite antérieure du tergite des pylopes.

Péréon : Entre les segments IV et V se trouve une constriction plus ou moins accusée : la césure péréale (Th. MONOD, 1926 : 269 (fig. 114), 271). Au niveau et en arrière de cette ligne frontalière se situent des structures particulières. Chez *Gnathia amboinensis* on trouve une découpeure des deux tergums V et VI, quatre tergites ou aires latérales. Latéralement, dans les deux coins postérieurs du tergum IV, se situe un processus arrondi. Nous reviendrons sur l'intérêt qu'il faut accorder à ces caractères, ainsi que sur le fait que les tergums III, IV, V sont tuberculés et que les segments V, VI, VII n'ont pas de sternites indurés, mais qu'ils forment au contraire un ensemble membraneux semi-lenticulaire.

Pléon : Le pléon est plutôt long et étroit, sa largeur est à peu près le tiers de la plus grande largeur du corps ; sa longueur est la moitié de celle du péréon et du céphalosome, mesuré sans tenir compte des antennes et mandibules. Les épimères ne sont pas développés, leur emplacement dans les trois premiers segments pléonaux sont marqués par des processus arrondis.

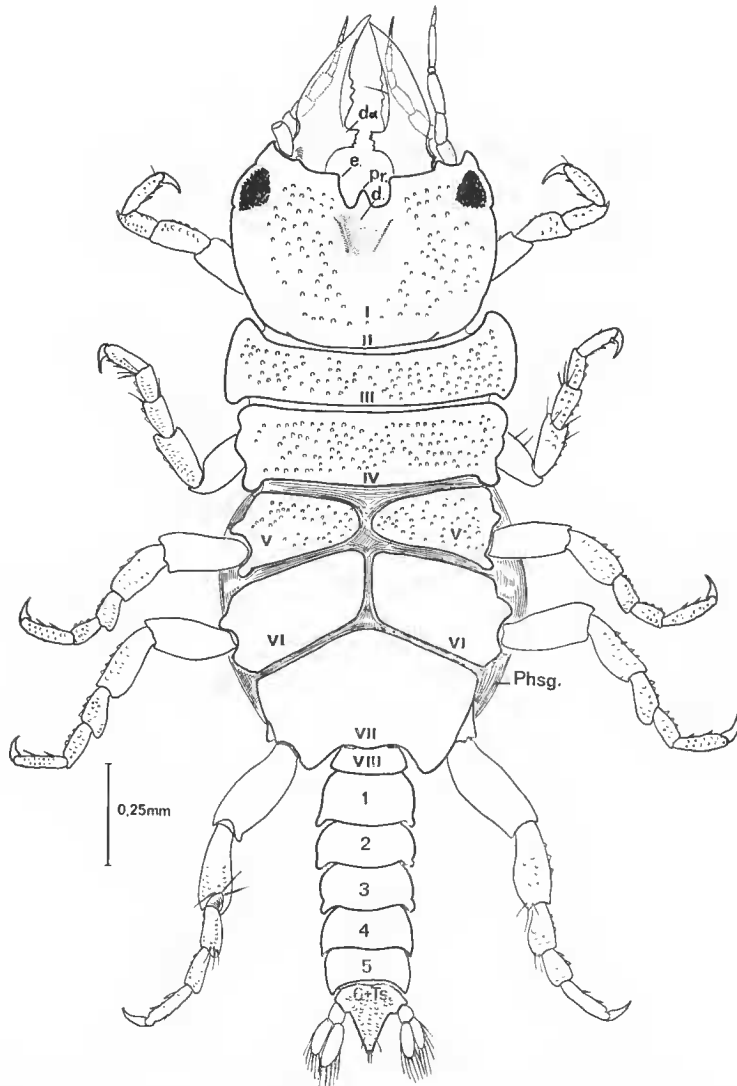


FIG. 6. — *Gnathia amboinensis* ♂, vue générale de la face dorsale. d.a., dent angulaire de la mandibule ; e., encoche céphalique ; pr., processus céphalique médiodorsal ; I à VIII, métamères d'origine thoracique (I, II, céphalisés ; III, IV, tergums développés indivis ; V, VI, tergums divisés en deux tergites ; VII, tergum développé ; VIII, tergum réduit). Phsg., physogastric sternale des segments V à VII ; 1 à 5, tergites libres du pléon ; 6 + Ts, pléotelson.

Antennules : Sur chacun des trois derniers articles un aesthetasque élargi dans son tiers basal. La longueur du flagelle n'est que la moitié de celle des trois segments du pédoncule.

Antenne : Quatre articles au pédoncule, sept au flagelle. Seul le troisième article du pédoncule est riche en soies (4 grandes et 3 petites).

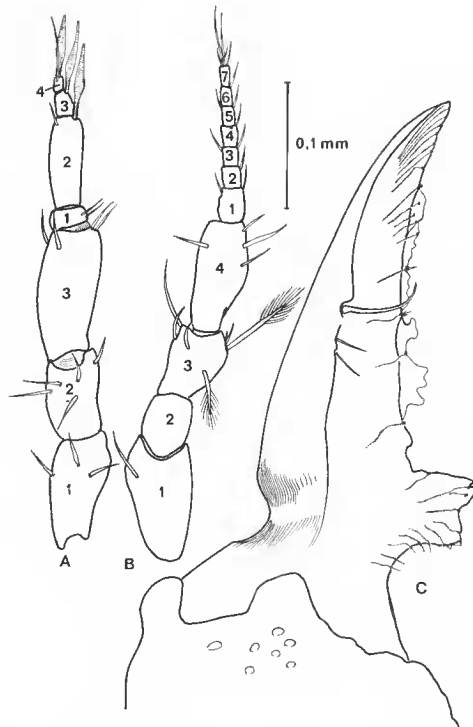


FIG. 7. — *Gnathia amboinensis* ♂. A, antennule ; B, antenne ; C, mandibule.

Mandibule : Nous reparlerons de ce que l'on doit penser de la structure de la mandibule en discutant le statut du sous-genre *Elaphognathia*. Il n'y a pas de distinction nette entre manubrium et forceps. La partie basale est, sur son bord interne, prolongée d'un processus lamellaire ; son bord externe comporte une encoche où viennent s'adapter les articles du pédoncule antennaire. Au processus lamellaire basal succèdent des prolongements lamellaires irréguliers sur le tranchant mandibulaire ; sur toute la longueur du tranchant, de fins canalicules entrent en rapport avec des boutons sensoriels superficiels. L'hypothèse émise au sujet de ces canalicules qui correspondraient au passage de rameaux nerveux (Th. MONOD, 1926 : 566) semble exacte : en effet, des colorations au bleu de méthylène du système nerveux périphérique, réalisées chez les Amphipodes Caprellidae (WETZEL, 1935), ont montré dans la mandibule une répartition d'axones sensoriels identique à celle des canalicules. Une vue latérale montre une mandibule plate, dépourvue de tout renflement. La carène mandibulaire n'est que très faiblement marquée, une *seta mandibularis* bien développée s'insère à son extrémité apicale, qui ne se trouve marquée d'aucun redan.

Maxillipède : Le protopodite est allongé proximo-distalement ; les quatre articles du palpe, par contre, sont allongés transversalement, le lobe interne étant membraneux et peu développé.

Pylopode : Une grande soie est située sur la face interne, près de l'articulation basale.

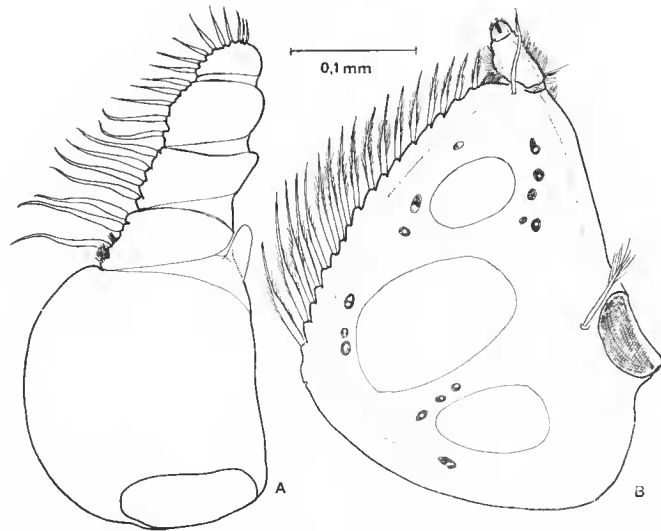


FIG. 8. — *Gnathia amboinensis* ♂. A, maxillipède ; B, pylopode.

L'article distal semble résulter de la fusion de deux articles ; une ligne témoigne de cette soudure et on ne peut considérer qu'il y a une vraie articulation et un troisième article libre aussi développé que le second, comme dans le genre *Perignathia*.

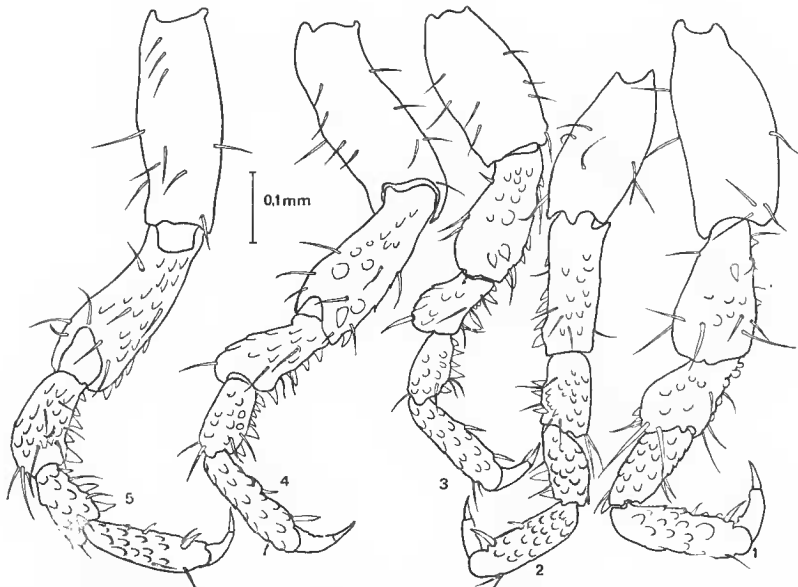


FIG. 9. — *Gnathia amboinensis* ♂. Péréopodes de la première (à gauche) à la cinquième paire.

Péréopodes : Les cinq paires sont bâties sur le même type, les basipodites sont lisses avec de grandes soies lisses. Le bord interne des propodites porte deux soies spiniformes non barbulées. L'ischiopodite, le mérupodite, le earpodite et le propodite sont marqués par des arcs, s'élevant parfois en tubercule, à la crête parfois pectinée dans les régions distales. Sur le bord interne, ces formations sont transformées en tubercules arrondis et en lamelles triangulaires et obtuses.

Pénis : Le pénis est formé de deux petites papilles contiguës.

Pléopodes : Les protopodites ne portent aucun appendix masculina sur les 2^e pléopodes ; dans les cinq paires il y a deux rétinales ; les rames sont allongées et pourvues de soies.

Pléotelson : Presque équilatéral et assez court, le pléotelson présente un écartement basal maximum supérieur à la longueur antéro-postérieure.

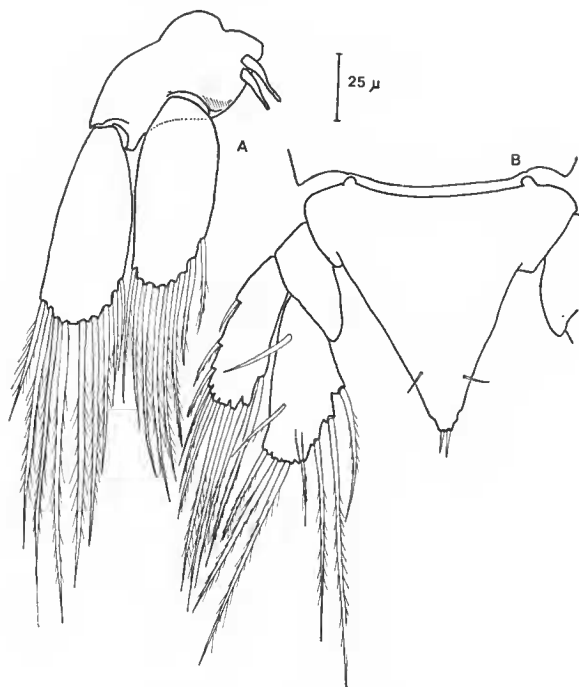


FIG. 10. — *Gnathia amboinensis* ♂. A, pléopode de la deuxième paire (dépourvu d'appendix masculina) ; B, pléotelson et uropode.

STATUT DU SOUS-GENRE *Elaphognathia* Monod

Par sa forte échancrure médio-frontale et sa mandibule pourvue d'une grande dent à l'emplacement du manubrium, *Gnathia amboinensis* semble se ranger dans le sous-genre *Elaphognathia*.

« Pour le moment on rangera dans le présent sous-genre les *Gnathia* caractérisés : 1° par la forme du bord frontal plus ou moins émarginé ou entaillé et 2° par la structure spéciale, aberrante, des mandibules, et le plus souvent (excl. *insolita*) par leur très grande taille.

Les mandibules sont des appendices grêles, allongés, plus longs que la tête (sauf chez *E. insolita*), sans division nette en manche et tranchant, munies d'un nombre variable de protubérances ou de lobes marginaux ou distaux et difficilement comparables aux forceps normaux des *Gnathia* sens. stricto ». (Th. MONOD, 1926 : 559).

Mihai BĂCESCU (1960), dans un travail consacré à la mer Noire, a pu montrer que celle-ci possède des éléments faunistiques présentant des affinités avec des formes indopacifiques.

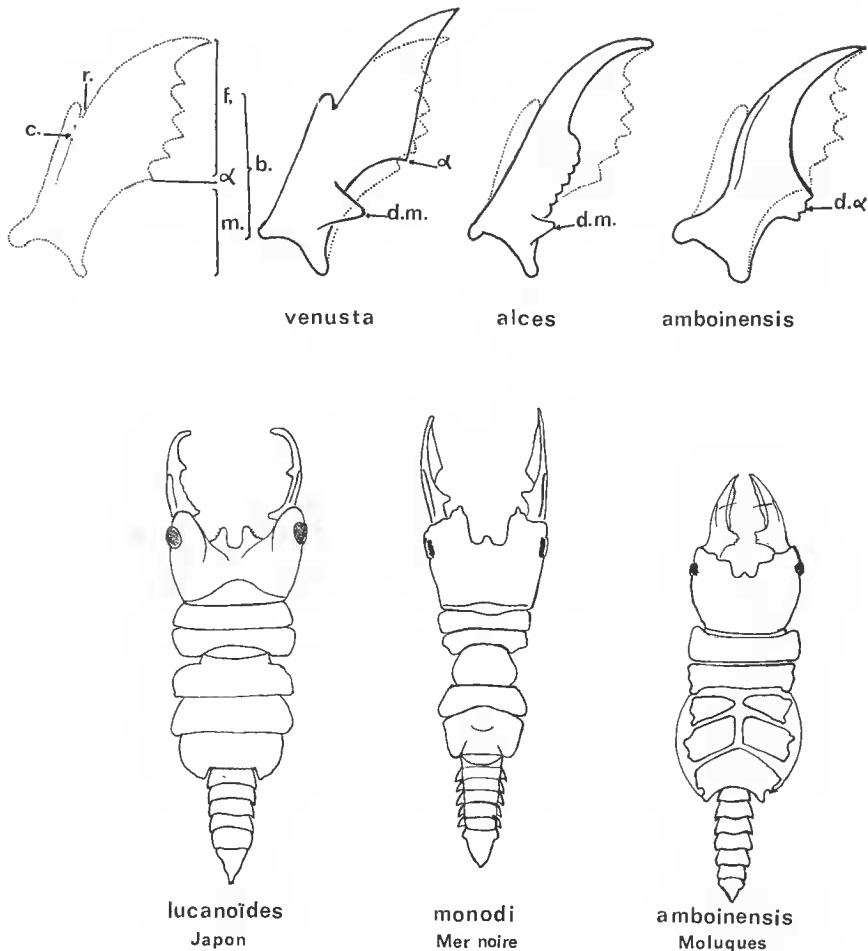


FIG. 11. — Évaluation du statut subgénérique d'*Elaphognathia*. Dans la rangée du haut, la mandibule typique est représentée en pointillé à gauche puis superposée aux différents types. b., bord interne ; c., carène ; d.m., dent manubriale ; d.α., dent angulaire ; α, sommet de l'angle interne ; f., forceps ; m., manubrium ; r., redan. La rangée du bas montre qu'*E. lucanoïdes*, *E. monodi* et *G. amboinensis* ont des mandibules avec une dent interne ; cependant si les deux premières formes sont très proches, ensemble elles diffèrent sensiblement de *G. amboinensis*.

Cette similitude est particulièrement nette entre *Elaphognathia lucanoides* Monod, du Japon, *Elaphognathia rangifer* Monod, de Singapour, et *Elaphognathia monodi* Baeseu, de la mer Noire.

Le statut du sous-genre *Elaphognathia* revêt donc une importance biogéographique certaine dans la mesure où il permet d'envisager les affinités des espèces de la mer des Moluques (fig. 11). Nous constaterons que *Gnathia amboinensis* diffère sensiblement des *Elaphognathia* typiques. Les mandibules ne sont pas aussi effilées et grandes, la césure n'est pas aussi marquée qu'elle le devrait.

Le lecteur devrait pouvoir consulter la thèse de MONOD pour saisir les éléments nombreux de variation pour lesquels ont été élaborées une nomenclature (Th. MONOD, 1926 : 272) et une classification complète (Th. MONOD, 1926 : 106) des mandibules.

Pour poser l'essentiel du problème, j'ai choisi de représenter en pointillé une mandibule typique et de superposer son profil à celui de catégories mandibulaires dont il s'agit d'apprécier les particularités (*G. venusta*, *G. alces*, *G. amboinensis*).

Le bord interne de la mandibule typique (fig. 11) est marqué en son milieu par un angle interne (α) dont le sommet sépare le manubrium proximal (m) du foreeps distal (f). La carène (c) est un épaississement du bord externe se terminant par une encoche : le redan (r).

Chez *Elaphognathia*¹ la carène est présente (*E. lucanoides*, *E. monodi*) ou nulle (*E. ferox* fide Haswell, *E. rangifer*, *E. insolita*). L'apex n'est bidenté que chez *E. insolita* et *E. rangifer*. Le caractère propre des *Elaphognathia* est l'absence de distinction nette entre foreeps et manubrium (Th. MONOD, 1926 : 109), l'élongation portant sur chacune de ces deux parties.

Gnathia venusta qui, comme les *Elaphognathia*, présente une dent mandibulaire basale en diffère cependant parce que l'angle α est bien marqué au-dessus de cette dent qui apparaît nettement comme manubriale (d.m.).

La mandibule de *G. alces* rappelle plus fortement celle d'*Elaphognathia* (Th. MONOD, 1926 : 496), elle est cependant très particulière par son lobe basal et la présence de deux parties très différentes par leur largeur.

La mandibule de *Gnathia amboinensis* est très particulière, elle n'est pas rigoureusement semblable à celles des *Elaphognathia* dont les mandibules sont plus longues que la tête (fig. 11). Comme chez les *Elaphognathia*, on ne distingue pas nettement un manche (manubrium) et une pince (foreeps) ; cela tient à l'emplacement de la dent basale à l'endroit où on s'attendrait à trouver l'angle interne (α) ; on peut donc parler d'une dent angulaire (d. α), celle-ci lamellaire est très différente d'un lobe. Cette dent angulaire est très semblable à celle des *Elaphognathia lucanoides* et *monodi* (fig. 11).

Le tranchant mandibulaire est occupé par de forts boutons sensoriels en relation avec des canalicules correspondant au passage des prolongements nerveux ; on a là une image proche de celle connue chez *E. insolita* (Th. MONOD, 1926 : 114, 563, fig. 254, e).

On peut donc considérer *G. amboinensis* comme appartenant au sous-genre *Elaphognathia*, surtout parce que la mandibule n'a pas un manubrium net et que le bord frontal présente une forte échancrure médio-frontale.

1. Chaque fois que ce nom est employé ici, c'est le sous-genre que nous avons en vue ; même remarque que pour *Gnathia*.

De nombreux *Gnathia* : *G. akaroensis*, *G. pilosipes*, *G. consobrina*, *G. pacifica*, *G. abyssorum*, *G. schistifrons* présentent une dépression centrale moins étendue que chez *Elaphognathia amboinensis*. Parmi les *Elaphognathia* déjà connus, *E. lucanoides*, *E. ferox*, *E. rangifer* et *E. insolita* ont une encoche moins développée que celle de *E. amboinensis*.

D'autres variations s'observent chez les *Elaphognathia*. *E. ferox* et *E. amboinensis* ne présentent pas une écsure nette. Par ailleurs, *E. ferox*, *E. insolita*, *E. rangifer* et *E. amboinensis* ne possèdent pas la suture pylopodique qui se trouve chez *E. lucanoides* et *E. monodi*.

On aurait pu créer un sous-genre pour recevoir *G. amboinensis* en fonction du renflement ventral des segments péréaux postérieurs et de la particularité des tergites de cette même région. Pour le moment, nous préférons rattacher cette forme aux *Elaphognathia* ; pour que ce sous-genre conserve son statut ou pour qu'il soit considéré comme un genre, il est souhaitable que les caractères envisagés soient précisés et que d'autres caractères soient mis en évidence. Il est possible que ce sous-genre se trouve plus tard limité aux formes vraiment semblables à *E. lucanoides* et *E. monodi*.

HÉTÉROGÉNÉITÉ MÉTAMÉRIQUE

L'hétérogénéité métamérique s'applique aux processus morphogénétiques qui amènent la constitution de deux types différents de métamères dans un ensemble métamérique, ou tagme, ordinairement homonome, péréon ou pléon chez les Malacostracés. Cette notion, proposée par Bocquet chez les Copépodes (Bocquet, 1957), doit pouvoir s'étendre, sinon à tous les Arthropodes, du moins à la grande majorité des Crustacés (Cals, 1974).

Les modifications structurales liées à l'hétérogénéité des Gnathüdes ont été relevées maintes fois par Théodore Monod. Au sujet de la systématique des mâles, il écrit (1926 : 271) :

« Le péréon [segments I-IV (3-8)] se divise naturellement en trois divisions, l'antérieure composée des segments I-II (3-4) est séparée de la médiane [segments III-V (5-7)] par une constriction (« taille ») souvent accusée (*cesura*) ; la division postérieure est composée du segment VI (8) excessivement réduit et identique aux somites pléaux. Pour le segment IV (6), il y a parfois lieu de distinguer des aires latérales (*areae laterales*) et un sillon longitudinal médio-dorsal (*sulcus*) avec parfois un sillon transverse (*sulcus cruciformis*)... ».

Deux modifications, la taille des selérites dorsaux et la bipartition d'un tergum unique en deux tergites, sont soulignées dans ce passage.

Envisageant l'hétérogénéité métamérique du péréon chez le mâle (Th. Monod, 1926 : 68), la pranine (*ibidem* : 71), la femelle (*ibidem* : 73), Théodore Monod montre qu'elle s'exprime constamment au cours du développement, sauf chez *Thaumastognathia diceros*.

Les modifications relevées concernent, chez le mâle, un lipomérisme, c'est-à-dire une disparition des limites métamériques par soudure des plaques sternales, des variations de largeur, une disparition d'un tergite dans la région médiane, des pattes diversement allongées chez les *Akidognathia* et *Bathygnathia*.

Chez la pranize

« le somite II (4) présente une suture épimérienne rectiligne parfaitement nette que le segment I (3) ne possède pas. La division postérieure forme chez la larve parasite l'immense réservoir ovoïde qui paraît à lui seul former tout le corps,... » (Th. MONOD, 1926 : 71).

Chez la femelle de *Paragnathia*, particulière par son caractère vivipare, seule la division postérieure est très allongée, membraneuse avec des sternums aux segments IV, V.

J'ai pu montrer que l'hétérogénéité métamérique est un cas particulier de discontinuités morphogénétiques qui s'expriment tout d'abord au niveau des populations cellulaires du tégument (CALS, 1974). L'étude des populations cellulaires normales n'a pas encore été entreprise chez un Gnathiide. En ce qui concerne la répartition des soies spiniformes chez *Bathygnathia monodi*, des densités très différentes ont été relevées pour les séries antérieure et postérieure de péréopodes, la limite de séparation des deux régions correspondant à l'emplacement si particulier de la ligne exuviale chez les Isopodes (TAIR, 1917).

Tant chez la larve, *Praniza 61*, que chez le mâle adulte de *Gnathia amboinensis* de la faune moluquoise, nous considérerons la ligne qui sépare les métamères IV et V : ligne IV-V = ligne exuviale, et la ligne V-VI qui lui succède dans la série métamérique.

Praniza 61

Taille des métamères : La ligne exuviale sépare nettement les deux premiers métamères, à allongement transversal, des trois métamères suivants, fortement dilatés, longitudinalement et transversalement.

Sclérites tergaux : Suivant que l'on considère les tergites ou les sternites, la ligne de démarcation ne se situe pas au même niveau. La ligne exuviale représente une limite pour les tergites. Les tergites III et IV sont seuls à être rectangulaires avec, latéralement, deux lignes épimériennes. La présence de deux paires de lignes est semblable à ce que l'on connaît chez *Eunoegnathia gigas* (Th. MONOD, 1926 : 128) ; chez *Paragnathia formica*, on ne connaît qu'une paire de ces lignes sur le 2^e métamère péréal libre (Th. MONOD, 1926 : 46). En arrière de la ligne exuviale, pour les deux espèces citées, aucun tergite n'a été figuré ; on retrouve chez *Praniza 61* le fait signalé « chez d'autres pranizes que celle de *Paragnathia*... » (Th. MONOD, 1926 : 71), c'est-à-dire la présence d'une plaque tergale pour les métamères V et VII. Les pattes des métamères V, VI, VII s'insèrent sur des coxas limités à des plaques pariétales. Dans le métamère V, on voit que les membranes pleurales qui séparent les plaques coxales et tergale sont dans le prolongement des lignes épimériennes. Ceci laisse à penser que les dilatations latérales des somites V, VI, VII se sont produites à partir de lignées épimériennes particulières.

Sclérites sternaux : Le premier et les deux derniers métamères péréaux ont des sclérites particuliers. Sur le métamère I se trouvent deux petits triangles en arrière desquels se situe une plaque piriforme médiane ; les arceaux qui entourent la base du basipodite sont prolongés vers l'arrière par deux sternites en Y. Le métamère VII possède deux petits sclérites pairs et ovales, le métamère VIII un fin arceau sternal où peut se trouver un variant sexuel.

Phanères et péréopodes : Comme dans tous les cas connus, les cinq paires de pattes ont des articles comparables par leur allongement et leur phanérotaxie. On peut noter qu'en avant et en arrière de la ligne exuviale, les modes d'insertion sont différents. Les plaques coxales antérieures forment un anneau ouvert pour les appendices dont les insertions sont ventrales. Les appendices postérieurs ont une insertion plus latérale, leurs plaques coxales étant planes et non annulaires.

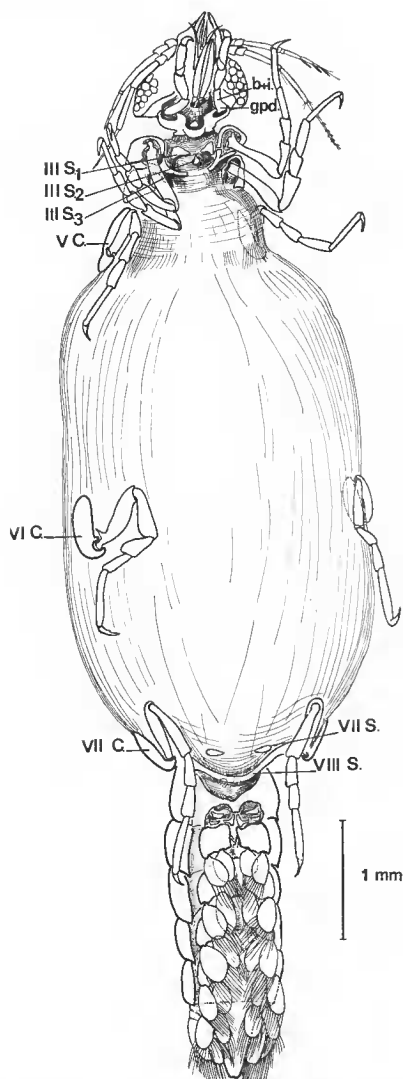


FIG. 12. — *Praniza 61*, face ventrale, b. + i., basis et ischion du gnathopode, soudés. Gpd., gnathopode. III S.1, sternites latéraux antérieurs du premier métamère péreal. III. S.2, sternite médian du même métamère. III S.3, sternites latéraux postérieurs. V C., plaque coxale du 3^e métamère péreal. VI C., plaque coxale des 4^e péréopodes. VII C., plaque coxale des 5^e péréopodes. VII S., sternites pairs du 5^e métamère péreal. VIII S., arceau du 8^e thoracomère.

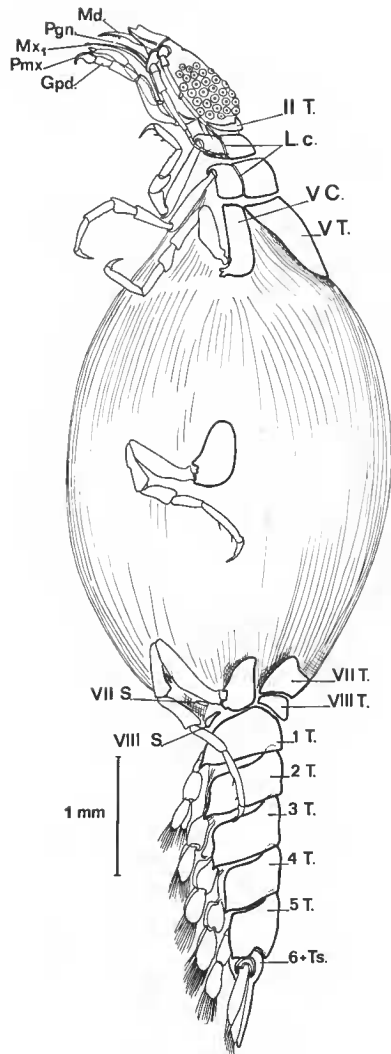


FIG. 13. — *Praniza 61*, vue latérale gauche. Gpd., gnathopode; L.c., ligne coxale; Md., mandibule; Mx1., maxillule; Pgn., paragnathe; Pmx., patte-mâchoire; II T., tergite du 2^e métamère thoracique céphalisé. V C., plaque coxale du 3^e métamère péréal. V T., tergite du 3^e métamère péréal. VII S., sternites pairs du 5^e métamère péréal; VII T., tergum du 5^e métamère péréal; VIII S., arceau sternal du 8^e thoracomère; VIII T., tergum de 8^e thoracomère. 1 T. à 5 T., tergums des 5 premiers métamères pléonaux. 6 + Ts., pléotelson.

***Gnathia amboinensis* (♂)**

Taille des métamères : C'est la ligne V-VI et non la ligne exuviale qui sépare les métamères antérieurs, courts, des métamères postérieurs, plus longs (fig. 6).

Tuberculation des sclérites tergaux : La même ligne (V-VI) sépare les trois premiers

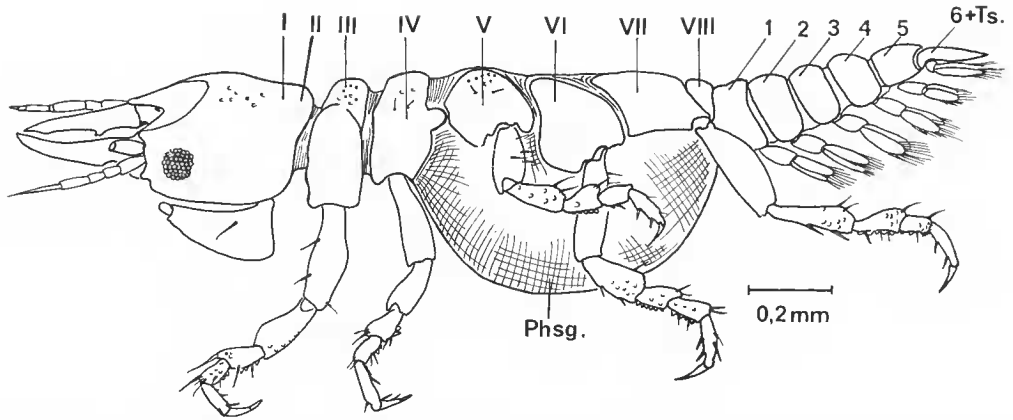


FIG. 14. — *Gnathia amboinensis* ♂, vue latérale gauche. I à VIII, métamères thoraciques ; 1 à 5, métamères pléonaux libres ; 6 + Ts., pléotelson. Phsg., physogastrie sternale limitée aux sternums thoraciques V à VII.

tergums, tuberculés, des deux suivants où les tubercules, s'ils existent, sont inapparents.

Partition des sclérites tergaux : Si les deux catégories de tergums sont délimitées quant à la taille et à l'ornementation par la ligne V-VI, c'est la ligne exuviale IV-V qui constitue une limite en fonction de leur fragmentation, tout au moins en ce qui concerne les somites V et VI, les tergites VII et VIII étant entiers, le dernier comme toujours rétréci, ayant une largeur de l'ordre de celle du pléon.

Sclérites sternaux : En ce qui concerne les sclérites sternaux, la ligne exuviale constitue une démarcation très nette. Seuls les deux métamères antérieurs ont des sternites rectangulaires, plans, indurés. Les sternums des trois métamères suivants sont dépourvus de sclérites ; ils forment un renflement membraneux ventral ; cette physogastrie très localisée est particulièrement visible en vue latérale. Jusqu'à présent, ce cas est unique chez les mâles de Gnathiides, le cas qui s'en rapproche le plus est celui du nouveau genre créé par Raymond AMAR et Marie-Louise ROMAN pour *Heterognathia adeliensis* (1973). Chez *Heterognathia*, la limite est la même, le lipomérisme et la physogastrie affectent non seulement la face ventrale mais aussi la face dorsale, conférant à ce genre un aspect très particulier.

Phanères et péréopodes : Comme chez la larve, les deux premières paires de pléopodes ont une insertion ventrale, les trois paires suivantes ayant une insertion latérale. On ne retrouve pas cependant, pour ces deux groupes d'appendices, une discontinuité en ce qui concerne la taille des appendices et la structure des phanères, comme cela existe chez d'autres Gnathiides (MONOD, 1926 ; CALS, 1974).

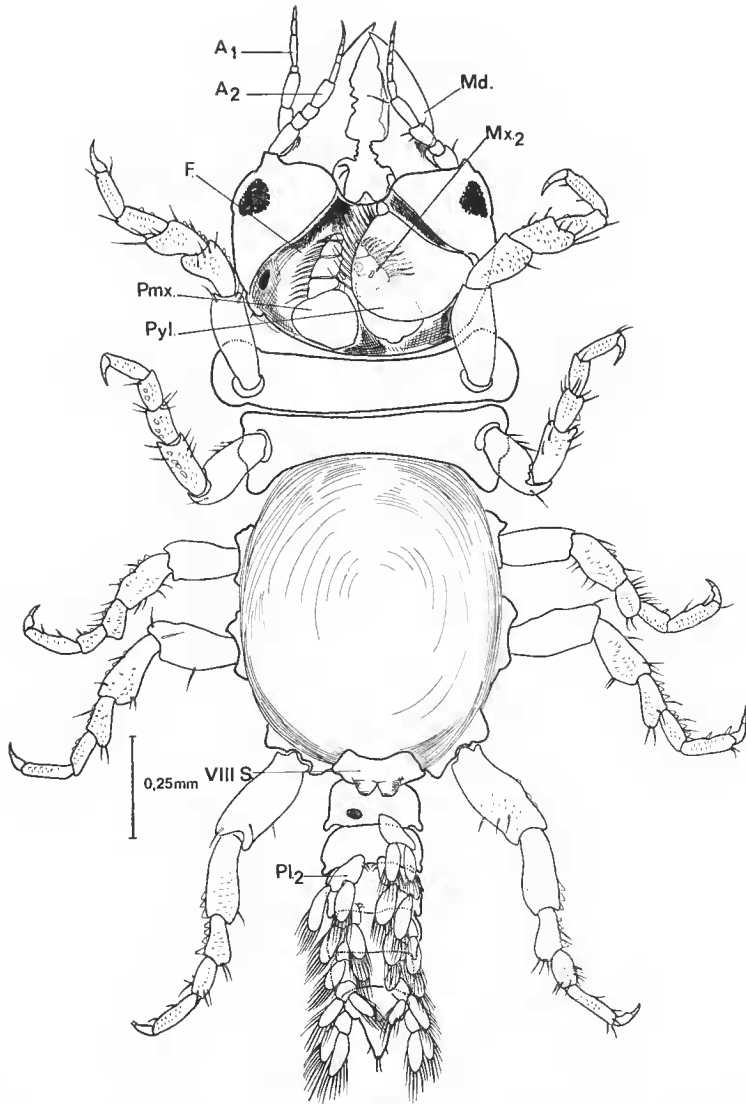


FIG. 15. — *Gnathia amboinensis* ♂, vue ventrale. A1., antennule ; A2, antenne ; F., fosse céphalique ventrale ; Md., mandibule ; Mx2, maxille ; Pmx., patte-mâchoire ; Pyl., pylopode ; VIII S., sternum du 8^e métamère thoracique porteur des apophyses génitales ♂ ; Pl2, 2^e pléopode dépourvu d'appendix masculina.

APPAREIL PIQUEUR-SUCEUR DE LA PRANIZE

L'entassement de douze structures tubulaires dans un espace restreint rend difficile l'observation des pièces buccales de la pranize ; la rareté des comparaisons entre Isopodes à appareil broyeur et Isopodes piqueurs ne facilite ni une perception générale ni une compréhension approfondie.

C'est surtout à HANSEN (1925) et à MONOD (1926) que nous devons des comparaisons nombreuses entre l'ensemble des appendices des formes libres et des formes parasites.

Cependant, parmi les éléments céphaliques, les éléments appendiculaires ne sont pas les seuls à subir une adaptation. J'ai tenté une première approche dans une comparaison entre la Ligie, prise comme exemple d'Isopode libre, et la femelle de Bopyre, représentant d'une forme piqueuse (CALS, 1966). La conclusion essentielle de ce travail est qu'il y existe des variations concomitantes stomodeo-appendiculaires ; chez les formes piqueuses, le stomodæum présente des particularités qui permettent l'accolement des parois ; cet accolement réalise les conditions préalables à la création d'une dépression provoquée par des muscles dilatateurs. La succion proprement dite, c'est-à-dire l'aspiration d'un fluide dans une enceinte où peut se créer une dépression, doit donc être appréciée d'après les structures stomodæales ; nous disposons à cet égard de données précises en ce qui concerne les Gnathiides (Th. MONOD, 1926 : 75, fig. 30 ; 173, fig. 69 ; 181, fig. 71.2.3 ; 185, fig. 73 ; 187, fig. 75) ; chez ceux-ci, a également été souligné le rôle des « appareils internes de l'aspiration (pompe pharyngienne) » (Th. MONOD, 1926 : 64).

Deux autres ensembles structuraux, capsulaire et gnathosternal, doivent être pris en considération. Plusieurs études partielles leur ont été consacrées (JACKSON, 1926 ; MANTON, 1964 ; LLYOD, 1908 ; SCHMALFUß, 1974 ; TAIT, 1917 ; VANDEL, 1943). SNODGRASS (1951-1952) a apporté une importante contribution par ses mises au point générales ; l'originalité de son apport concerne surtout l'organisation métamérique du squelette sternal céphalique.

ORGANISATION DU GNATHOCÉPHALON D'UN ISOPODE LIBRE, *Mesidotea entomon*

Plastron gnathocéphalique

En désignant comme plastron tout ensemble ventral provenant de la réunion de pièces squelettiques appartenant à plusieurs métamères, ce terme s'applique parfaitement à l'ensemble superficiel squelettique situé sur la face ventrale du tagme antérieur.

Avec SNODGRASS (*loc. cit.*), on peut distinguer des éléments médians d'où partent des expansions latérales. Les éléments médians sont de deux sortes, la plaque métastomale et la plaque médiane.

La plaque métastomale représente une induration de la base des paragnathes ; sa nature polymétamérique est problématique, dépendant des multiples interprétations qui sont présentées pour les paragnathes.

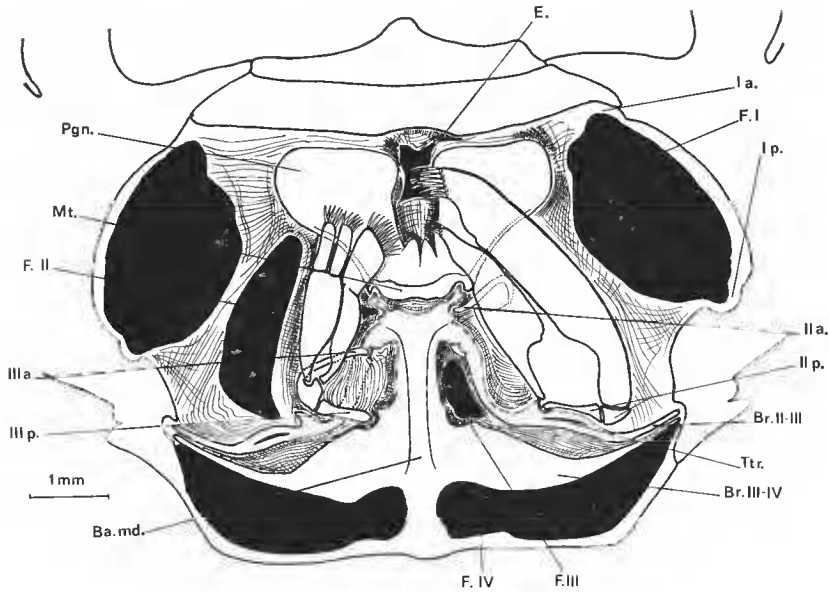


FIG. 16. — *Mesidotea entomon*, vue externe de la face ventrale du céphalosome. Ba.md., barre médiane ; Br. II-III, bras intermaxillaires ; Br. III-IV, bras post-maxillaires ; E., orifice buccal du type large (Eurystome) ; F.I, foramen mandibulaire ; F.II, foramen maxillulaire ; F. III, foramen maxillaire ; F.IV, foramen du maxillipède ; Mt., plaque métastomale libre ; Pgn., paragnathe ; Ttr., tentorino-orifice du tentorium ; Ia.(p), articulations mandibulaires antérieure (a) et postérieure (p) ; IIa (p), articulations maxillulaires antérieure (a) et postérieure (p) ; IIIa (p), articulations maxillaires antérieure (a) et postérieure (p).

La plaque médiane provient certainement de la soudure des sternites de plusieurs métamères : maxillulaire, maxillaire, maxillipédieux. A son extrémité antérieure, la plaque médiane présente deux petits condyles à l'extrémité de processus allongés ; la plaque métastomale s'articule avec la plaque médiane au niveau de ces condyles ; en avant de ceux-ci les paraglosses possèdent des tendons développés où s'attachent des muscles abaisseurs des paraglosses.

La plaque médiane est souvent limitée à une barre centrale allongée et solide ; dans sa partie postérieure cette barre s'élargit, représentant le sternum assez développé du premier maxillipède.

Des expansions latérales partent de la plaque médiane ; SNODGRASS leur a donné le nom de bras : bras intermaxillaires, bras post-maxillaires situés entre les appendices correspondants. Les bras intermaxillaires séparent les insertions des maxillules et des maxilles ; les bras post-maxillaires se situent entre les insertions des pattes-mâchoires et celles de la deuxième paire de mâchoires.

Les auteurs précédemment cités n'ont pas observé les bras métastomiens que j'ai pu surtout bien localiser chez la Ligie (fig. 17) ; il s'agit de deux baguettes qui, partant des extrémités latérales de la plaque métastomale, rejoignent la capsule céphalique au niveau de l'articulation antérieure de la mandibule. Les bras métastomiens limitent latéralement

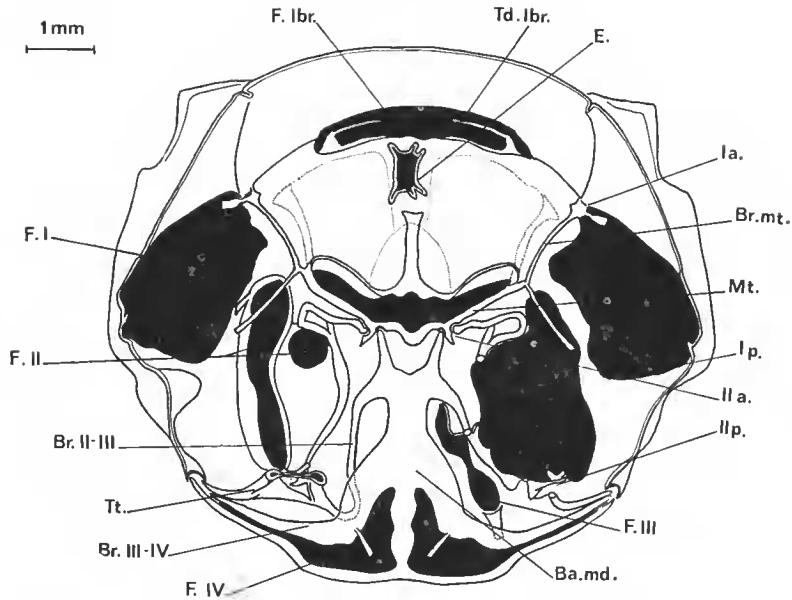


FIG. 17. — *Ligia oceanica*, vue interne de la face ventrale du céphalosome. Ba.md., barre médiane ; Br. II-III, bras intermaxillaire ; Br. III-IV, bras post-maxillaires ; Br.mt., bras métastomien ; E., orifice buccal de type large (Eurystome) ; F. I (II) (III), foramens mandibulaire (I), maxillaire (II), maxillaire (III) ; F. IV, foramen du maxillipède ; F. lbr., foramen labral ; Mt., plaque métastomale libre ; Td.lbr., tendon labral ; Tt., tentorium ; I a.(p), articulation antérieure (a) et postérieure (p) de la mandibule ; II a. (p), articulations antérieure (a) et postérieure (p) de la maxillule ; III a. (p), articulations antérieure (a) et postérieure (p) de la maxille.

la membrane qui rejoint la face interne du labre à l'hypostome, membrane au centre de laquelle s'ouvre l'orifice stomodéal.

Insertion des appendices sur le plastron

Alors que la mandibule s'articule sur la capsule céphalique, les appendices post-mandibulaires s'articulent sur les bras latéraux du plastron gnatho-céphalique.

SNODGRASS a établi une distinction entre mandibules et autres appendices céphaliques en fonction du nombre d'articulations basales ; chaque mandibule possède deux condyles se coaptant avec les fossettes articulaires correspondantes de la capsule ; les autres appendices n'auraient qu'un seul condyle (SNODGRASS, 1951).

En fait, les articulations basales des appendices post-mandibulaires sont doubles, comme pour la mandibule (fig. 16).

Pour la première paire de mâchoires, les maxillules, on a une articulation antérieure sur la partie avant de la base médiane (IIa), une articulation postérieure (IIp) à l'avant du bras intermaxillaire (Br. II-III). L'articulation IIa ne concerne que l'endite maxillaire interne ; elle ne semble pas située exactement au même endroit chez *Mesidotea entomon* et *Ligia oceanica*. Chez *Mesidotea entomon*, elle semble liée à la partie antérieure de la plaque médiane (fig. 16) ; chez *Ligia oceanica*, elle paraît liée à la plaque métastomale

(fig. 17). Cette contradiction peut s'expliquer soit parce que l'apophyse articulaire de mx1 peut, chez *Ligia*, passer sous la plaque métastomale pour atteindre la base médiane comme chez *Ligia*, soit parce qu'elle a une extrémité bifurquée (MARVILLET, 1972).

L'articulation postérieure (IIp) correspond à l'emplacement du sclérite basal au voisinage de l'orifice tentorial sur le bras intermaxillaire.

Les deux articulations de la maxille (IIIa et IIIb) sont issues des sclérites proximaux et associées aux bras latéraux. Au lieu de voir quatre sclérites basaux comme SCHMALFUß (1972, fig. 53), je n'en vois que deux. Le premier, postérieur, correspond au Skl I de SCHMALFUß ; il s'articule avec le bras post-maxillaire. Le deuxième sclérite (Skl II + Skl III + Skl IV de SCHMALFUß) forme un V où s'engage la base commune des endites latéraux ; la partie antérieure de ce V forme une longue apophyse s'articulant avec le bras intermaxillaire au point III p.

Contrairement à la maxillule, les deux parties de la maxille ne semblent donc pas pouvoir jouer de façon indépendante ; par contre, les deux sclérites de la maxille semblent pouvoir former un angle variable, déformant la poche membraneuse qui ferme le foramen maxillaire. Ce système de poches rend particulièrement difficile l'appréciation des structures céphaliques ventrales et explique les différences que l'on peut observer entre auteurs. MANTON fait ainsi une confusion en ce qui concerne le bras intermaxillaire, qui est considéré comme endosquelettique. A mon avis, le travail de SCHMALFUß comporte quelques erreurs en ce qui concerne les sclérites basaux.

Il faut cependant surtout retenir du travail de ces deux auteurs, l'extrême précision de la description des systèmes musculaires, les données concernant les systèmes stomodéaux et tentoriaux complétant les données antérieures (LLOYD, 1908 ; TAIT, 1917 ; JACKSON, 1926 ; SNODGRASS, 1951 ; VANDEL, 1943). On trouve également chez ces mêmes auteurs les données essentielles concernant les capsules céphaliques des Isopodes libres.

CÉPHALOSOME ET APPAREIL BUCCAL DE LA PRANIZE

Capsule céphalique

Nos connaissances sont encore incomplètes pour tenter une comparaison exacte entre les aires capsulaires des Isopodes broyeurs et piqueurs. Par contre, des adaptations essentielles apparaissent en étudiant les rapports entre pièces buccales et capsule céphalique. Le problème est alors de savoir si les relations sont celles d'un Arthropode entognathe à pièces buccales plus ou moins invaginées dans la capsule, ou d'un Arthropode ectognathe à pièces buccales à articulations normales.

Le dispositif des pièces buccales de la pranize est ectognathe, les bases appendiculaires sont cependant fort complexes, la complexité consistant dans la présence des pièces relevées par MONOD (MONOD, 1926 : 75), pièce mandibulaire basale, pièce en archet, pièce en marteau et pièce en haltère. La structure dont la compréhension est la plus immédiate est la pièce en archet ; il s'agit en effet d'une évagination basse et linéaire constituant un volet sous lequel est aménagée une fosse allongée où se situe la base des trois autres pièces. Suivant l'orientation donnée au céphalosome, la pièce mandibulaire basale, la pièce en marteau et la pièce en haltère sont plus ou moins recouvertes par le volet. Les deux volets

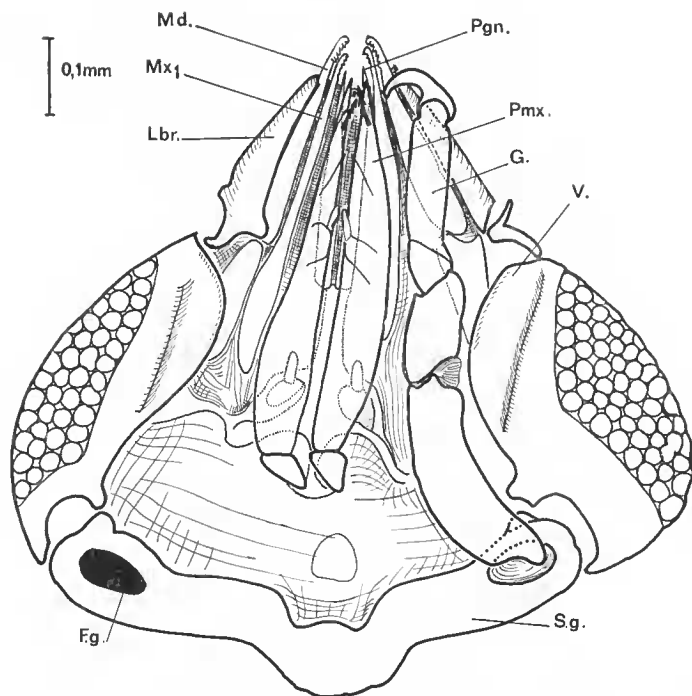


FIG. 18. — *Pranita 61*, vue externe de la face ventrale du céphalosome. Première étape de la dissection. F.g., foramen du gnathopode ; G, gnathopode ; Lbr., elyceo-labre ; Md., mandibule ; Mx1, maxillule ; Pgn., paragnathe ; Pmx, maxillipède ; S.g., sternite du gnathopode ; V., volet céphalique ventral.

apparaissent chez ce Peraearide semblables aux rebords ventraux de la carapace des Euearides, sans que l'on puisse théoriquement définir une homologie.

L'observation des gnathopodes en place montre qu'ils viennent au repos se loger partiellement dans l'espace aménagé par ces volets. La coaptation partielle se situe au niveau du 2^e article et à l'extrémité distale du premier article des gnathopodes, ce qui explique la soudure de ce premier article, et l'angle qui existe entre les deux premiers articles.

Situées sous le volet, les pièces en marteau et les pièces mandibulaires basales ne paraissent pas correspondre, comme cela aurait pu être le cas, à des expansions appendiculaires invaginées. Ces pièces difficiles à homologuer doivent être des régions marginales de la capsule qui se trouvent transformées de façon à modifier l'emplacement des articulations mandibulaires et à donner à celles-ci une direction antérieure et une position prognathe.

Au cours du développement post-embryonnaire et des métamorphoses, les structures capsulaires évoluent parallèlement aux appendices. C'est surtout net pour le volet, et les deuxièmes pattes-mâchoires chez les mâles, chez lesquels les gnathopodes se transforment en pylopede ; à l'emplacement des volets, on trouve les rebords très accusés de la fosse polypodique. Le cas des femelles est moins connu ; il doit différer en fonction des

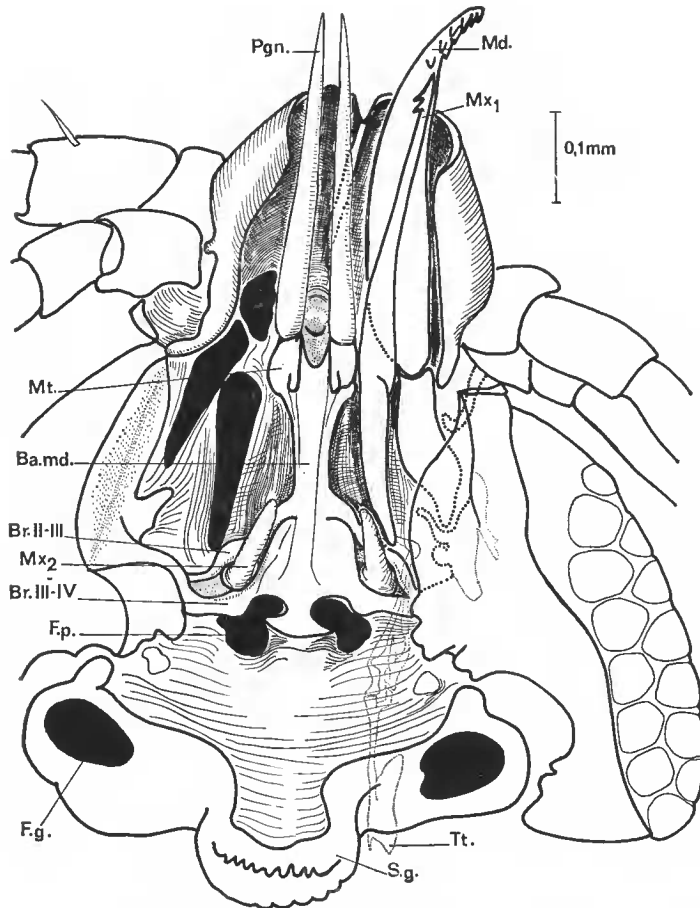


FIG. 19. — *Praniza 61*, vue externe de la face ventrale du céphalosome. Deuxième étape de la dissection. Ba.md., barre médiane; Br. II-III, bras intermaxillaires; Br. III-IV, bras post-maxillaires; F.g., foramen du gnathopode; F.p., foramen de la patte-mâchoire; Md., mandibule; Mt., métastome (soudé à la barre médiane; comparer avec les figures 16 et 17); Mx1, maxillule; Mx2, maxille; Pgn., paragnathie; S.g., sternite des gnathopodes; Tt., tentorium.

types distincts : *Gnathia* pédiforme avec lame basilaire, *Gnathia fallax* operculiforme avec oostégite, *Paragnathia* pédiforme sans lame basilaire (Th. MONOD, 1926 : 141).

Plastron gnathocéphalique

Ce qui frappe en premier lieu dans le plastron céphalosomien c'est son grand allongement. Le céphalosome incorpore deux métamères thoraciques; parmi les sternites de ces deux somites, seul celui du premier métamère s'incorpore au plastron, le sternite des gnathopodes restant individualisé.

La pièce en ancre (Th. MONOD, 1926 : 75), qui termine vers l'arrière le plastron, correspond à une partie du sternum des pattes-mâchoires 1. Vers l'avant, la plaque métastomale

existe bien ; la troisième étape de la dissection (fig. 20) montre en outre la présence de bras métastomiens qui enadrent la membrane péri-orale, en se dirigeant, comme chez la Ligie, vers les bases articulaires des mandibules (fig. 17).

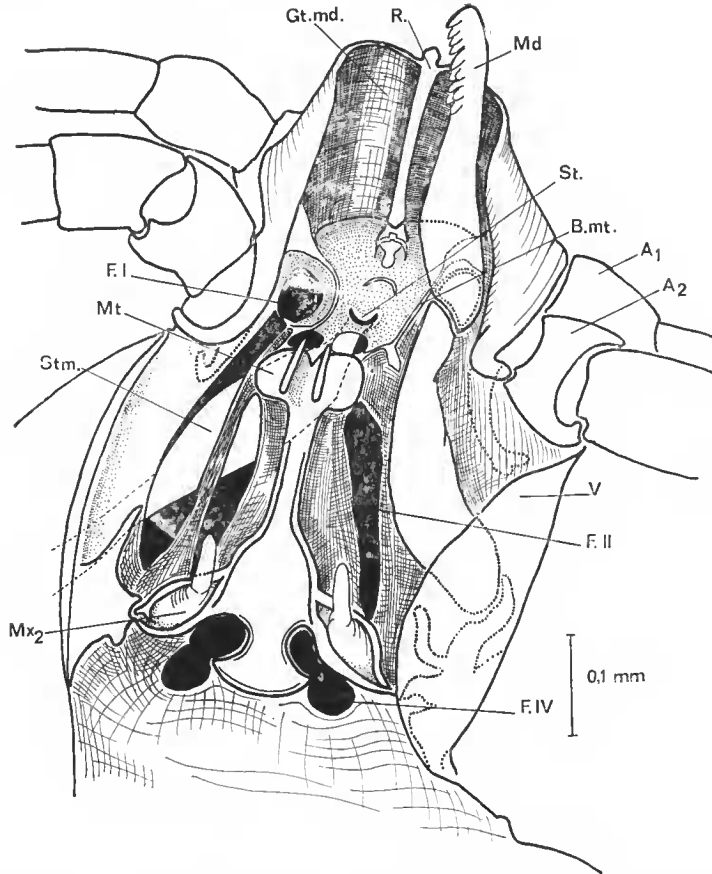


FIG. 20. — *Praniza 61*, vue externe de la face ventrale du céphalosome. Troisième étape de la dissection. A1, antennule ; A2, antenne ; B.mt., bras métastomien (comparer avec la figure 17) ; F. I (II) (IV), foramens mandibulaires (I), maxillaire (II), des pattes-mâchoires (IV) ; Gt.md., gouttière où se logent les mandibules ; md., mandibule ; Mt., métastome ; Mx2, maxille ; R., raphé ; St., orifice buccal étroit (sténostome) (comparer avec les Isopodes libres eurystomes, fig. 16 et 17) ; stm., stomodeum ; V., volet céphalique.

Les bras latéraux sont difficilement reconnaissables ; seuls les bras post-maxillaires avaient été observés et nommés « contreforts postérieurs du pharynx ». Il est possible que le « trabécule antéro-externe » (Th. MONOD, 1926 : 75) représente le prolongement latéral des bras intermaxillaires. Ces bras intermaxillaires sont réduits et difficiles à distinguer des bras post-maxillaires. Nous verrons que la présence de maxilles rudimentaires permet cependant de les reconnaître. En effet, ces deux paires de bras sont accolées sur la majorité de leur parcours ; leurs naissances sur la base médiane sont confondues et, comme dans les

cas typiques, ils convergent latéralement en des points de la capsule situés en arrière des contreforts du volet à gnathopode (pièce en haltère, *loc. cit.*).

Dans l'état actuel de nos connaissances, l'identification du plastron représente une étape importante dans la compréhension de l'organisation des pièces buccales des Crustacés piqueurs. Les repères qu'il offre permettent en effet de justifier notamment l'identification des paragnathes et des maxilles. Les paragnathes sont en effet les pièces paires qui prolongent la partie la plus antérieure du complexe médian (plaque métastomale + plaque médiane) ; les maxillules seront facilement identifiées par leur insertion en avant des bras intermaxillaires, les maxilles le seront par leur position entre les bras intermaxillaires et post-maxillaires.

L'absence des données qui viennent d'être exposées expliquent certaines confusions tant anciennes (MILNE-EDWARDS, 1849 ; SPENCE BATE, 1858 ; VAN BENEDEN, 1861 ; WAGNER, 1866 ; BATE et WESTWOOD, 1866 ; DOHRN, 1870) qu'actuelles (AMAR et ROMAN, 1972).

L'interprétation donnée par MONOD pour la prarize de *Paragnathia formica* est conforme à celle qui est proposée ici ; d'ailleurs la position antérieure des paragnathes était déjà signalée (Th. MONOD, 1926 : 93).

Dans la description d'*Heterognathia adeliensis*, les deux « maxillules » sont en fait des paragnathes, et les « maxilles » sont en fait des maxillules. On n'aura garde d'oublier que ce travail (AMAR et ROMAN, 1972) est remarquable par la précision de ses descriptions.

Épistome, paragnathes et pièces buccales

Quand il désigne, comme chez les Gnathiïdes, l'expansion à double paroi qui s'étend en avant de la bouche et des mandibules, l'épistome peut comprendre divers éléments. Le labre, le elypeus, une partie du front peuvent participer à l'élaboration de cette lèvre supérieure ; de même l'hypostome désignera la lèvre inférieure comprenant la plaque métastomale et ses expansions qui constituent les paraglosses.

L'enceinte préorale peut constituer une pseudocavité ; en ce qui concerne l'aspiration, l'appareil buccal est ectotrophe.

Si l'épistome et l'hypostome sont associés de façon à constituer une cavité fermée par des coaptations, les muscles labraux peuvent alors actionner une pompe aspirante préorale ; l'appareil buccal est entotrophe.

La question se pose de savoir si l'appareil préoral des Gnathiïdes correspond à une disposition entotrophe ou ectotrophe. Si ce problème n'a pas été posé dans ces termes, nous disposons d'éléments de justification permettant de considérer les Gnathiïdes comme ectotrophes. En effet, il a bien été spécifié à propos de *Paragnathia* que

« l'examen de coupes transversales dans le cône buccal montre que les lobes paragnathiques sont séparés par le raphé du labre et ne peuvent par conséquent pas (comme on pourrait le croire par l'examen des pièces *in situ*) s'accoler pour former un tube d'aspiration. Elles servent de soutien et de guide aux maxillules » (Th. MONOD, 1926 : 93).

Il faut bien comprendre que l'espace entre labre et paragnathes représente un simple canal où aucun mécanisme intrinsèque n'assure une aspiration active. Il s'agit cependant d'un canal alimentaire qui se remplit de liquide. Le remplissage peut être le fait de deux phénomènes : d'une part une montée passive par capillarité, d'autre part un amorçage

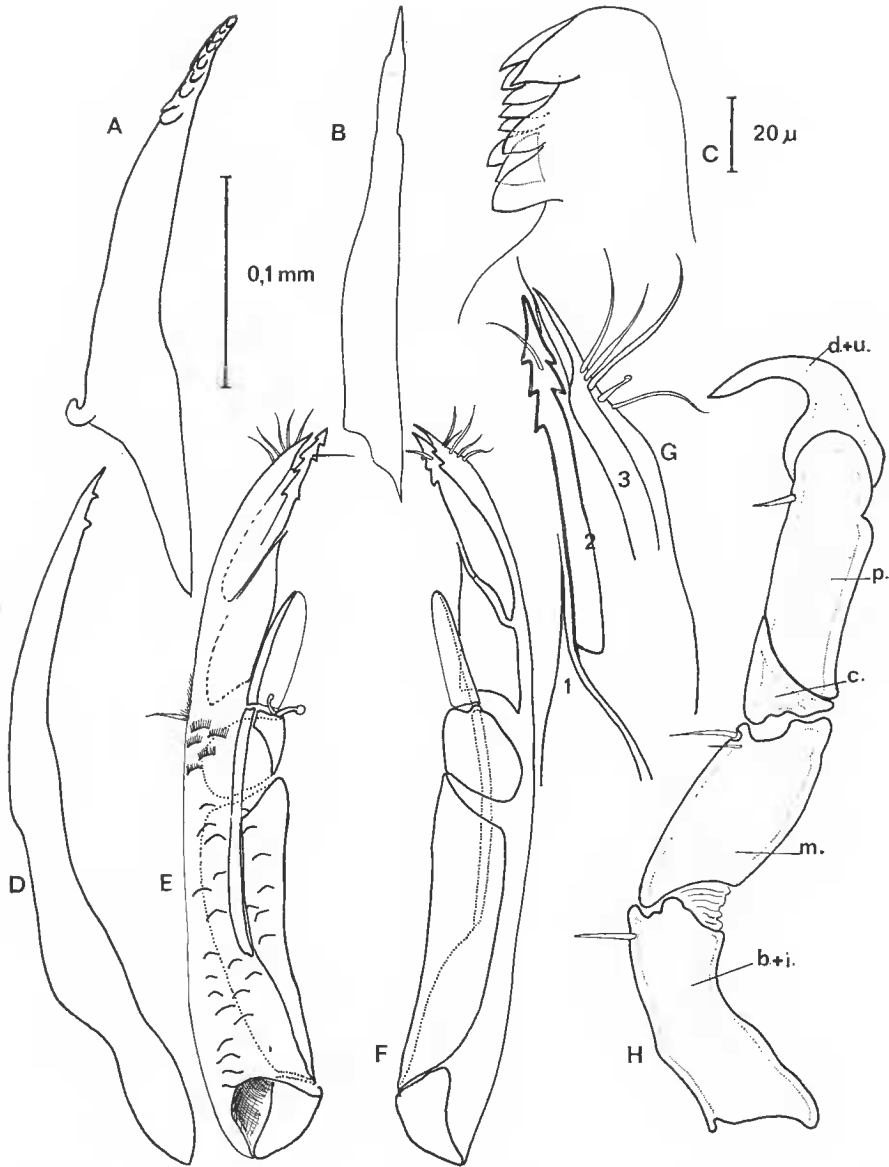


FIG. 21. — *Praniza 61*, pièces buccales. A, mandibule ; B, paragnathe ; C, détail de l'apex mandibulaire ; D, maxillule ; E, face supérieure de la patte-mâchoire gauche ; F, face inférieure de la patte-mâchoire gauche ; G, détail de l'apex de la patte-mâchoire avec les trois endites (1.2.3) ; H, gnathopode ; b. + i., basis + ischion ; m., mérus ; c., carpe ; p., propod ; d. + u., dactyle + ongle. L'échelle de 0,1 mm est valable pour les figures A, B, D, E, F, H ; celle de 20 μ pour les figures C et G.

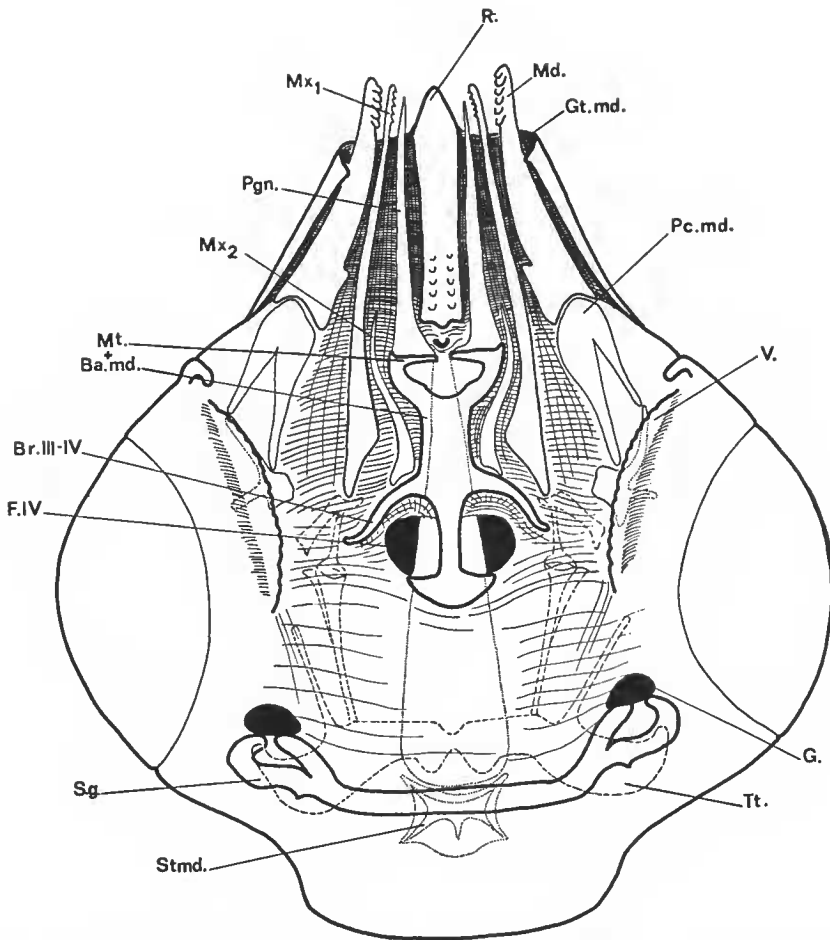


FIG. 22. — *Paragnathia formica*, reconstitution, d'après Théodore MONOD, des divers éléments céphaliques de la pranize. Ba.md., barre médiane; Br. III-IV, bras post-maxillaire; F. IV, foramen des pattes-mâchoires; G., gnathopode; Gt.md., gouttière où se loge la mandibule; Md., mandibule; Mt. + Ba. md., plaque métastomale soudée à la barre médiane; Mx1, maxillule; Mx2, maxille; Pe.md., pièce basale associée à la mandibule; Pgn., paragnathe; R., raphé; S.g., sternite des gnathopodes. Stmd., stomodeum; Tt., tentorium; V., volet céphalique contre lequel le gnathopode se range au repos.

par la pompe aspirante stomodéale qui assurerait le remplissage comme le fait un buveur muni d'une paille.

Le canal préoral aboutit à un orifice buccal de petite taille (fig. 20); alors que les Arthropodes broyeur ont un orifice buccal relativement large, les Arthropodes suceurs ont une bouche très étroite.

D'après la forme et la taille respectives de l'orifice buccal au repos, on peut opposer, chez les Isopodes en particulier et chez les Arthropodes en général, les Eurystomes et les Sténostomes. Les Eurystomes ont un orifice buccal du même ordre de grandeur que les

processus incisifs des mandibules qui y convergent : la largeur est aussi grande que la longueur ; la forme de l'orifice est celle d'un polygone irrégulier. Les Sténostomes ont un orifice buccal libre chez les ectotrophes, caché chez les entotrophes, mais dans tous les cas réduit ; sa forme dépend de celle de la pompe alimentaire stomodéale. Elle a en général la forme d'un V ouvert. Elle pourrait, bien que cela soit difficile à établir, prendre l'aspect d'un Y ou d'un X. De toute façon, les bords peuvent s'accoler de la même façon et dans les mêmes buts que les différentes parties d'une pompe aspirante.

Chez les Eurystomes, les pièces buccales en général, les mandibules en particulier, présentent des mouvements d'abduction et d'adduction. Chez les Sténostomes, les mouvements mandibulaires peuvent appartenir à des types très variés. Nous n'envisagerons pour le moment que le cas des Gnathiïdes, en soulignant cependant une règle générale chez les formes parasites et hémato-phages : les possibilités de mouvement sont fortement conditionnées par les néoformations et les coaptations de l'épistome et de l'hypostome.

L'éventualité d'un enfoncement de la base mandibulaire dans la capsule a déjà été envisagée, comme dans le cas de *Paragnathia formica* (Th. MONOD, 1926 : 90). Nous pouvons considérer l'emplacement de l'articulation mandibulaire entre le stylet et le prolongement basilaire.

Du fait de l'ectognathisme, les mandibules ne semblent pas aptes à effectuer des mouvements de protraction et de rétraction. Le problème de leur mode de mouvement se pose quand on réalise qu'elles ne peuvent pas non plus effectuer des mouvements d'adduction ou d'abduction. En effet, les bords latéraux du labre sont infléchis et la zone interne médiane représente une réglette fortement protubérante : le raphé (Th. MONOD, 1926). Deux petites logettes sont aménagées entre les inflexions et le raphé, se trouvant disposées de part et d'autre du raphé qui les sépare ; les stylets mandibulaires ne peuvent ainsi réaliser une adduction totale. Les mouvements mandibulaires correspondent donc à une adduction partielle ; il est cependant possible d'envisager, pour deux raisons, qu'un pivotement du corps mandibulaire sur lui-même peut accentuer l'action mandibulaire. La première raison concerne le prolongement basilaire dont l'extrémité antérieure n'embrasse pas la base du stylet ; la seconde raison réside dans la présence de deux groupes de dents apicales. Ces dents apicales sont disposées suivant deux plans perpendiculaires. En s'écartant plus ou moins du fond de la logette, la mandibule assurerait l'entrée ou le dégagement des lamelles longitudinales ; pour les lamelles transversales, un cisaillement résulterait de rapprochements successifs par rapport au raphé. La combinaison de ces deux mouvements limités par les logettes épistomiennes produirait un pivotement partiel.

Les maxillules : L'extrémité des stylets maxillulaires, dure et acérée, est précédée de deux petites dents pointues. Il est très difficile de retrouver avec une très grande précision les points d'articulation que j'ai précédemment décrits chez un Isopode libre. Il semble cependant que le stylet soit homologue de l'endite externe de la maxillule des Isopodes libres ; en effet, un rudiment interprété comme l'endite interne a été observé chez *Paragnathia formica* (Th. MONOD, 1926, fig. 36, 8). Par ailleurs, l'anatomie comparée de divers Crustacés parasites montre une régression progressive de ce même lobe interne (Th. MONOD, loc. cit.).

Les maxilles : Les maxilles sont réduites à des moignons non fonctionnels en ce qui concerne la prise de nourriture. Alors que chez *Paragnathia* (Th. MONOD, 1926) et *Euneo-*

gnathia (observation personnelle) elles sont très allongées, d'une taille proche de celle des paragnathes, avec une extrémité effilée, chez *Praniza 61*, qui pourrait être une pranize du genre *Gnathia*, elles ont la forme d'un doigt à l'extrémité arrondie.

On ne reconnaît aucune des deux articulations (IIIa., IIIp) des formes libres. Il est difficile d'observer les bras intermaxillaires en avant de leur insertion ; de même, on a du mal à les situer par rapport à l'orifice tentorial intermaxillaire. Cet orifice est, comme les maxillules, reporté latéralement.

Les maxillipèdes : Le plan fondamental des maxillipèdes de *Praniza 61* est fondamentalement le même que celui des *Paragnathia formica* (Th. MONOD, 1926 : 79, fig. 33 ; 94). Avant de relever quelques différences en ce qui concerne les trois articles du palpe, j'insisterai sur les similitudes et tout d'abord sur leur fonction essentielle.

Nous pouvons reprendre ce qui a été dit à propos de *Paragnathia* (*loc. cit.* : 94) : « Ils se prolongent en avant jusqu'à l'extrémité du cône buccal dont ils forment, pour ainsi dire, la paroi ventrale, et auquel ils fournissent un plancher ». J'insisterai alors sur le fait que si l'on parle également de cône buccal chez d'autres Isopodes piqueurs-suceurs les Bopyres, Epicaridea, Bopyridae, le plancher est dans ce dernier cas formé par l'hypostome étroitement accolé à l'épistome. A cet égard, les Bopyres sont plus éloignés que les Gnathiïdes d'un type primitif qui, chez les Isopodes, se rapprocherait d'un Cymothoïde comme l'Anilocre. Comme MONOD l'a indiqué, les Anthurides et les Gnathiïdes pourraient avoir des mécanismes de prise alimentaire assez semblables. Le cône épi-hypostomien des Bopyres (GIARD et BONNIER, 1887 ; CALS, 1966) représente un cas de convergence avec les dispositifs analogues connus chez les Copépodes, comme les Caligides (RENAUD et CALS, 1975).

Le protopodite comporte trois sclérites bien développés sur leur face supérieure ; les deux derniers sclérites sont bordés par une baguette sur la face inférieure membraneuse. Cette baguette se prolonge par un renforcement externe d'un endite à la base duquel se trouvent deux rétinacles formant entre eux un angle droit. Les trois articles du palpe se terminent par des endites perforants, les deux extérieurs lisses, le deuxième armé comme un harpon, le dernier fourni d'un bouquet de cinq soies. C'est à ce propos que l'on peut noter une différence avec *Paragnathia*, Gnathiïde chez lequel le premier endite est transformé en harpon, les deux suivants étant lisses.

Les gnathopodes : Alors que chez la larve de *Paragnathia formica* le gnathopode comporte les six articles habituels des péréopodes, on n'en compte que cinq chez *Praniza 61*. L'ischiopodite et le basipodite seraient soudés ; en effet, on voit un article allongé chez *Praniza 61* en lieu et place des deux articles courts de *Paragnathia*. La courbure en S est commune aux deux formes ; nous avons déjà vu que cela est relié à la position de repos de l'appendice. Dans les deux cas, les gnathopodes assument le même rôle de maintien de l'animal en place, sans participer comme les autres organes à l'élaboration d'un orifice d'alimentation.

APPAREIL PIQUEUR-SUCEUR DE *Paragnathia formica*

Nous avons dû, à de nombreuses reprises, nous référer aux données relatives à *Paragnathia formica*. En effet, celles-ci représentent les seules données précises et détaillées disponibles jusqu'à présent.

En guise de conclusion, afin de faire ressortir les traits les plus généraux communs à tous les Gnathiides, il semble utile de résumer sous une forme condensée les données relatives à *Paragnathia*. Pour cela, je propose un schéma (fig. 22) qui rassemble plusieurs figures de Théodore MONOD. Sur le schéma récapitulatif (p. 75, fig. 30), j'ai ajouté les maxillules (p. 76, fig. 31 ; p. 92, fig. 36) et les paragnathes (p. 76, fig. 31). On peut voir alors que ces deux expansions, qui isolées peuvent être confondues, diffèrent essentiellement par leur emplacement ; ceci doit éviter la répétition de confusions qui ont pu être faites.

Le dessin a, en outre, été modifié de façon à représenter les éléments en relief, les éléments superficiels et les éléments internes. Les éléments en relief, raphé épistomien et volets latéraux, bordent les loges dans lesquelles les mandibules sont disposées et où les gnathopodes se rangent au repos. Le plastron céphalosomien représente la pièce superficielle essentielle pour identifier les éléments médians et reconnaître, en fonction des bras intermétamériques, les positions relatives des paragnathes et des appendices. En fonction des dessins A et F de la figure 31 de MONOD, représentés à la même échelle (*loc. cit.* : 76), les deuxièmes maxilles seraient plus grandes que les paragnathes. Le schéma proposé peut donc comporter une légère erreur ; celle-ci ne modifie cependant en aucune façon le but recherché, c'est-à-dire l'établissement d'un plan général d'organisation.

Les éléments internes ont été figurés par un tireté interrompu pour le tentorium, par des pointillés pour le stomodeum.

Une certaine imprécision n'a pu être levée pour la pièce en haltère, représentée ici en tireté. Cette imprécision est liée au fait que ni les bras intermaxillaires, ni la position exacte des orifices tentoriaux ne peuvent être définis de façon sûre. La pièce en haltère peut très bien correspondre aux extrémités latérales des bras intermaxillaires ; elle serait alors superficielle et correspondrait également à l'endroit où doivent se situer les invaginations tentoriales. La réalité semble être intermédiaire entre ces deux points de vue et permet de considérer la pièce en haltère soit comme uniquement superficielle, soit comme invaginée dans sa totalité.

Mise à part cette imprécision relative sur les lieux d'invaginations tentoriales, les particularités du tentorium décrites chez *Paragnathia* sont absolument exactes. Ces particularités tiennent à deux catégories de faits. D'une part, les invaginations donnent des expansions dirigées vers l'arrière ; d'autre part, ces expansions sont soudées. Rappelons que chez les Isopodes libres (LLOYD, 1908 ; TAIT, 1917 ; JACKSON, 1926), ces expansions sont dirigées vers l'avant et qu'elles restent paires. Le nom de la partie alaire des expansions, ailes sternales (sternal alae, LLOYD, 1908), révèle bien la confusion qui a longtemps été faite entre les éléments sternaux superficiels, représentés surtout par le plastron, et les éléments invaginés tentoriaux.

Les autres structures invaginées très importantes sont les structures stomodéales ; la description la plus complète est toujours celle qui a été fournie chez *Paragnathia*. Une comparaison exhaustive avec les structures des Isopodes libres devrait être entreprise ; des travaux précis analogues à celui réalisé récemment pour la musculature appendiculaire par SCHMALFUß (*loc. cit.*) devraient être consacrés aux indurations cuticulaires et à la musculature stomodéale.

Ce que l'on connaît de la musculature stomodéale de *Paragnathia* (Th. MONOD, 1926 : 173, fig. 69 ; 180, fig. 71) nous apprend qu'il y a au moins trois parties dans le système aspirant pharyngien. En reprenant ces schémas et en y associant ceux qui traitent des

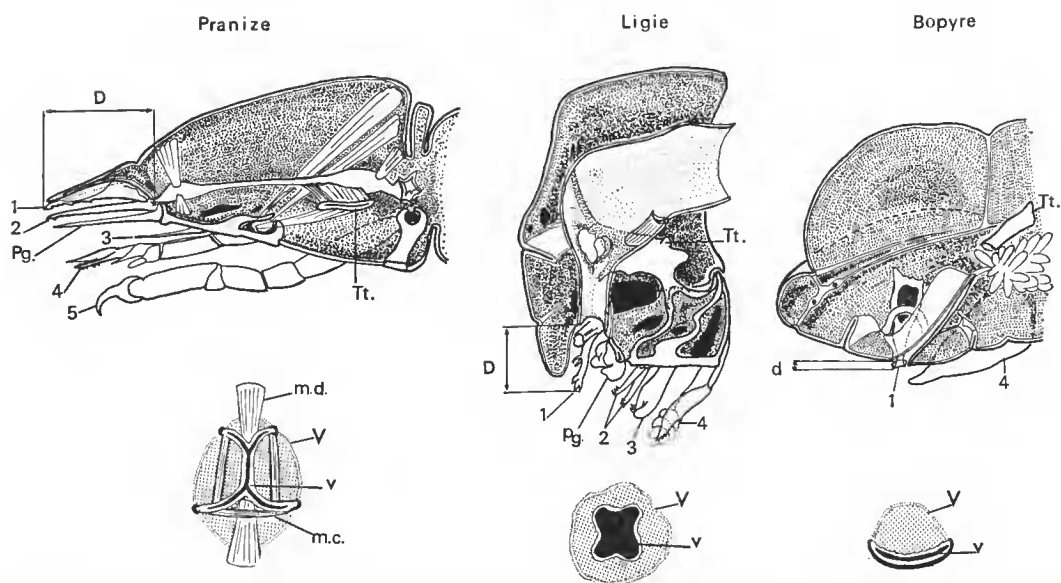


FIG. 23. — Comparaison des adaptations stomo-appendiculaires chez des Isopodes libres (Ligie) et parasites (pranize, Bopyre). Vues internes d'une coupe sagittale médiane montrant les structures euticulaires du céphalosome et schéma d'une coupe transversale du stomodaeum contracté et dilaté. Les données relatives à la pranize sont extraites des illustrations de Théodore MONOD. D (d), distance grande (D) ou petite (d) entre l'extrémité des pièces buccales et l'orifice stomodaeal; m.c., muscles constricteurs de la pompe alimentaire; m.d., muscles dilatateurs de la pompe alimentaire; Pgn., paragnathe; Tt., tentorium; V (v), volumes maximum (V) et minimum (v) de la cavité stomodaeale, 1, mandibule; 2, maxillule; 3, maxille; 4, patte-mâchoire; 5, gnathopode.

structures cuticulaires (p. 185, fig. 73; p. 187, fig. 75), en les comparant ensuite à des schémas analogues proposés pour la Ligie et le Bopyre (CALS, 1966), nous pouvons tirer quelques conclusions quant aux adaptations liées à des modes de vie parasitaire ou hématophage.

En ce qui concerne l'enceinte préorale, elle n'est étanche dans aucun des cas; si elle est réduite chez le Bopyre, elle est aussi développée chez la pranize que chez la Ligie. On se rend compte de l'extension du domaine préoral en appréciant la distance entre l'orifice buccal et l'apex mandibulaire. Cette distance (D) est importante chez la Ligie et la pranize, très réduite (d) chez le Bopyre. Chez la pranize, Th. MONOD (*loc.cit.* : 174) étudiant le mécanisme de perforation note que tout le cône rostral s'enfonce dans les tissus, que se trouve aspiré l'élément liquide, le sérum, accompagné ou non d'éléments figurés: « le cône rostral n'a rien d'étanche ». En effet, on se rend bien compte que les paragnathes allongés et fins n'assurent aucune coaptation rigide entre les pièces buccales et le cône rostral. On peut cependant voir un dispositif de fermeture partielle dans l'association qui peut se faire entre mandibules et maxillules. Un tel dispositif existe bien: « De leur base jusqu'au niveau du processus interne, les mandibules possèdent une carène longitudinale qui s'engage dans une rainure des maxillules » (Th. MONOD, 1926 : 90).

La cavité préorale peut donc être plus ou moins étanche, quand le cône est enfoncé

totallement, cette étanchéité étant assurée par les tissus de l'hôte. C'est chez d'autres Crustacés piqueurs, en particulier chez les Copépodes Siphonostomes, que l'on trouvera des dispositifs assurant une étanchéité préorale par coaptation.

En ce qui concerne le tube digestif proprement dit, on distingue chez la pranize un long œsophage tubulaire suivi d'une petite poche : l'estomac. La partie antérieure de l'œsophage est actionnée par des muscles s'attachant sur la capsule et le sternum ; une deuxième pompe aspirante, avec des muscles dilatateurs ventraux s'insérant sur le tentorium, se situe beaucoup plus en arrière.

La différence entre les volumes délimités par le stomodeum au repos et en état de dilatation montre le caractère essentiel commun au Bopyre et à la pranize, qui les distingue d'un Isopode libre. Ces différences sont illustrées par des coupes transversales où le volume au repos (v) est représenté en noir, un grisé traduisant le volume maximum (V). Si la pranize et le Bopyre diffèrent par la forme du stomodeum, ils se ressemblent par l'efficacité fonctionnelle traduite par la différence entre les deux volumes maximum et minimum ($V-v$) (fig. 23). Les différences morphologiques résident dans le fait que le stomodeum du Bopyre ressemble à une pompe à membrane ayant l'aspect d'une auge, avec un plancher rigide et un plafond souple, alors que le stomodeum de la pranize ressemble à un soufflet aux plicatures longitudinales. Les points de plicature du soufflet longitudinal de la pranize doivent correspondre à des baguettes de soutien qu'il faudrait étudier en détail, en ce qui concerne les modifications cuticulaires. La différence essentielle entre le Bopyre et la pranize, relative aux indurations stomodéales, est que celles-ci sont limitées aux baguettes chez la pranize et s'étendent à tout le plancher chez le Bopyre. Du point de vue fonctionnel, ces indurations assurent le même rôle en permettant aux parois de s'accoler au repos, en délimitant un volume minimum (v) très réduit. De ce fait, la dépression proportionnelle à $V-v$ sera plus importante pour les systèmes suceurs, ce qui assure une aspiration plus efficace pour un liquide que pour l'avancement d'un bol alimentaire solide.

La réduction du volume minimum a un autre effet dans la conduction du liquide aspiré ; en absence de toute valvule, il permet d'orienter le sens d'écoulement du fluide alimentaire. L'accolement des parois en avant de la zone dilatée empêche le reflux du fluide aspiré, dans la mesure où le rapprochement intime des parois constitue une fermeture étanche. Des métachronismes de sens inverse pour les muscles dilatateurs et constricteurs assurent, dans ces conditions, l'avancement dans un sens donné d'un volume liquide déformable. J'ai replacé sur le schéma de la pranize les muscles constricteurs (m.c.) et les muscles dilatateurs (m.d.) en combinant deux schémas fournis par Th. MONOD (*loc. cit.* : 177 à 181), la figure 70.6 pour les muscles constricteurs, la figure 71.3 pour les muscles dilatateurs (fig. 23).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AMAR, R., et M. L. ROMAN, 1973. — Invertébrés marins des XII^e et XV^e expéditions antarctiques françaises en Terre Adélie. 14. Tanaidacés et Isopodes. *Tethys*, 5 (4), 1973 (1974) : 561-600, 13 pl.
- BACESCU, M., 1960. — Cîteva animale necunoscuta înca în Marea Neagra si descriere unor Malacostracei noi (*Elaphognathia monodi* n. sp. si *Pontotanaïs borceai* n. g. n. sp.) provenind din apele pontice prebosforice. *Acad. Rep. Pop. Rom. Studii Cer. Biol.*, 2, 12 : 107-124, 7 fig.

- BATE, C. Spence, 1858. — On *Praniza* and *Anceus*, and their affinity to each other. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 3, 2 (9) : 165-172, 2 pl.,
- BATE, C. Spence, et J. O. WESTWOOD, 1866. — British sessile-eyed Crustacea. II. Isopoda (1868) (Tanaidae. Anthuridae. Anceidae, 1866) : 99-495.
- BOCQUET, C., 1957. — Sensibilité métamérique à certaines actions géniques chez des Crustacés. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **244** : 1966-1968.
- CALS, Ph., 1966. — Adaptation du complexe stomo-appendiculaire à la vie parasitaire des femelles adultes de Bopyridae (Crustacés Isopodes Epiearides). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **263** : 132-135, 3 fig.
- 1972. — Gnathiides de l'Atlantique Nord. I. Problèmes liés à l'anatomie et au dimorphisme sexuel des Gnathiides (Crustacea Isopoda). Description d'une forme bathyale du Golfe de Gascogne : *Gnathia teissieri* n. sp. *Cah. Biol. mar.*, **13** : 511-540, 12 fig., 2 tabl.
- 1973. — Sur une espèce nouvelle de *Gnathia* d'Australie : *Gnathia halei* (Crustacés, Isopodes). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n^o 115, Zoologie 89 : 295-305, 12 fig.
- 1974. — Gnathiides de l'Atlantique Nord. II. Description de *Bathygnathia monodi* n. sp. Gnathiide bathial (Crustacé Isopoda) du Golfe de Gascogne. Étude de l'hétérogénéité métamérique des métamères périaux. *Cah. Biol. mar.*, **15** : 409-430, 8 fig., 3 tabl.
- DOHRN, A., 1870. — Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Arthropoden. 4. Entwicklung und Organisation von *Praniza (Anceus) maxillaris*. *Z. wiss. Zool.* (chapitre 1, 1869), **20** : 55-80, 3 pl.
- EDWARDS, H. M., 1849. — Crustacés. In : G. Cuvier : Le règne animal distribué d'après son organisation. Masson, Paris, 278 p., 80 pl.
- GIARD, A., et J. BONNIER, 1887. — Contributions à l'étude des Bopyriens. *Trav. Stn. zool. Wimereux*, **5** : 1-272.
- HANSEN, H. J., 1925. — Studies on Arthropoda. II. On the comparative morphology of the appendages in the Arthropoda. A. Crustacea : 1-176, 8 pl. Copenhagen.,
- JACKSON, H. G., 1926. — The morphology of the Isopod head. Part I. The head of *Ligia oceanica*. *Proc. zool. Soc. Lond.* : 885-911.
- LLOYD, R. E., 1903. — The anatomy of *Bathynomus giganteus*. *Mem. Indian Mus.*, **1** : 81-102.
- LOMBARDO, C. A., 1975. — Morfologia del dermaseleetro del capo di *Anilocra physodes* L. (Crustacea, Isopoda, Cymothoidea). *Cah. Biol. mar.*, **16** : 317-365.
- MANTON, S. M., 1964. — Mandibular mechanisms and the evolution of Arthropods. *Phil. Trans. R. Soc., London*, ser. B, **247** : 1833 p.
- MARVILLET, C., 1972. — Le squelette sternal gnatho-céphalique de quelques Crustacés Isopodes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **97** (2) : 183-195, 5 fig.
- MONOD, Th., 1926. — Les Gnathiidae. Essai monographique (Morphologie, Biologie, Systématique). *Mém. Soc. Sci. nat. phys. Maroc*, **13** : 668 p.
- 1954. — Sur une larve de Gnathiidé (*Praniza milloti* nov. sp.) parasite du Cœlacanthe. *Mém. Inst. Scient. Madagascar*, série A, **9** : 91-94, 11 fig.
- 1960. — Sur un second lot de *Praniza milloti*. *Naturaliste malgache*, **12** : 59-64, 22 fig.
- 1976. — Expédition Rumphius II (1975). Crustacés parasites, commensaux, etc. (Th. Monod et R. Serène, éd.). I. Introduction. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n^o 391, Zoologie 273 : 833-843.
- RENAUD, B., et Ph. CALS, 1975. — Organisation métamérique et identification des structures appendiculaires chez les Crustacés parasites *Lepeophtheirus pectoralis* (O. F. Müller) et *Lepeophtheirus nordmanni* (H. Milne-Edwards) (Copépodes Caligides). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **280** : 45-48, 2 fig.

- SCHMALFUß, H., 1974. — Skelett und Extremitäten-Muskulatur des Isopoden-Cephalothorax. Ein Beitrag zur Klärung von Phylogenie und Systematik der incertae-sedis-Familie Tylidae (Crustacea). *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **78** : 1-91.
- SNODGRASS, R. E., 1951. — Comparative studies on the head of Mandibulate Arthropods. Ithaca, Comstock Publ. Co.
- 1952. — A Textbook of Arthropod anatomy. Comstock Publ. Ass., Ithaca N.Y., 363 p.
- TAIT, J., 1917. — Experiments and observations on Crustacea. Part IV. Some structural features pertaining to *Glyptonotus*. *Proc. Soc. Edinburg*, **37**, 1916-1917 : 246-303.
- VAN BENEDEN, P. J., 1861. — Recherches sur les Crustacés du littoral de Belgique. *Mém. Acad. r. Belg.*, **33** : 174 p., 21 pl.
- VANDEL, A., 1943. — Essai sur l'origine, l'évolution et la classification des Oniscoidea (Isopodes terrestres). *Bull. biol. Fr. Belg.*, suppl. **30** : 143 p.
- WETZEL, A., 1935. — Ueber das periphere Nervensystem der Caprelliden. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **30** : 206-296.

Manuscrit déposé le 30 juin 1977.